

THÈSES

présentées

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Roland BAUCHOT

Première Thèse

“ L'ARCHITECTONIQUE COMPARÉE,
QUALITATIVE ET QUANTITATIVE,
DU DIENCÉPHALE DES INSECTIVORES ”

Deuxième Thèse

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Soutenues le 6 juin 1962 devant la Commission d'examen

MM. DEVILLERS

LAMOTTE

Mme ALBE-FESSARD

Président.

} *Examineurs.*

MAMMALIA

55, rue de Buffon
PARIS-V°

1963

THÈSES

présentées

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Roland BAUCHOT

Première Thèse

“ L'ARCHITECTONIQUE COMPARÉE,
QUALITATIVE ET QUANTITATIVE,
DU DIENCÉPHALE DES INSECTIVORES ”

Deuxième Thèse

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Soutenues le 6 juin 1962 devant la Commission d'examen

MM. DEVILLERS
LAMOTTE
Mme ALBE-FESSARD

Président.

Examineurs.



MAMMALIA

55. rue de Buffon
PARIS-V°

1963

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

PROFESSEURS

Doyen. M. ZAMANSKY.

G. JULIA.	T Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	VASSY.	T Physique de l'atmosphère.
DE BROGLIE.	T Théories physiques.	DESTOUCHES.	T Théories physiques.
PRENANT.	T Anatomie et Histologie comparées.	AMIEL.	T Chimie générale.
GRASSÉ.	T Evolution des êtres organisés.	HOCART.	T Minéralogie et Cristallog.
PRÉVOST.	T Chimie organique.	J.-P. MATHIEU.	T Physique (Optique).
CHAUDRON.	T Chimie appliquée.	COUTEAUX.	T Biologie animale (P. C. B.).
WYART.	T Minéralogie et Cristall.	MAY.	T Zoologie (Orsay).
TEISSIER.	T Zoologie.	CHOQUET.	T Théorie des fonctions et Topologie.
MANGENOT.	T Biologie végétale (Orsay).	FELDMANN.	T Biologie végétale marine.
AUGER.	T Physique quantique et Relativité.	GUINIER.	T Physique des solides (Orsay).
MONNIER.	T Physiologie générale.	JOST.	T Physiologie comparée.
PIVETEAU.	T Paléontologie.	FORTET.	T Calcul des Probabilités et Physique mathématique.
ROCARD.	T Physique (E. N. S.).	SCHWARTZ.	T Calcul différentiel et intégral.
CARTAN.	T Mathématiques (E. N. S.).	CHOUARD.	T Physiologie végétale.
LAFFITTE.	T Chimie générale.	MALAVARD.	T Aviation (Techn. aéronaut.).
FAVARD.	T Géométrie supérieure.	BRELOT.	T Calcul différentiel et intégral.
COULOMB.	T Physique du globe.	NORMANT.	T Synthèse organ. générale.
M ^{lle} COUSIN.	T Biologie animale (S.P.C.N.).	BENARD.	T Chimie minérale.
CHRÉTIEN.	T Chimie minérale.	BUVAT.	T Botanique (E. N. S.).
DRACH.	T Zoologie.	DUGUÉ.	T Statistiques mathématiques.
KASTLER.	T Physique (E. N. S.).	SOULAIRAC.	T Psychophysiologie.
EPHRUSSI.	T Génétique.	ULRICH.	T Physiologie végétale.
RIVIÈRE.	T Géologie (S.P.C.N.) et séd.	MARÉCHAL.	T Optique théorique et appliquée.
GAUTHERET.	T Biologie Vég. (P. C. B.).	KIRRMANN.	T Théories chimiques.
LUCAS (R.).	T Recherches physiques.	CHADEFAUD.	T Botanique.
THOMAS (A.).	T Biologie cellulaire.	M ^{lle} LE BRETON.	T Physiologie de la nutrition.
ARNULF.	T Optique appliquée.	SALEM.	T Mathématiques générales.
MORAND.	T Physique Enseignement.	LELONG.	T Application de l'analyse à la géométrie.
SOLEILLET.	T Physique (P. C. B.).	DEVILLERS.	T Anat. et Histol. comparées.
FORTIER.	T Mécanique expérimentale des fluides.	EHRESMANN.	T Topologie Algébrique.
DANJON.	T Astronomie.	FRANÇON.	T Physique (S. P. C. N.).
PETIT.	T Biologie maritime.	GLANGEAUD.	T Géographie physique et Géologie dynamique.
QUENEY.	T Météorologie et dynamique atmosphérique.	GODEMENT.	T Mathématiques (M. P. C.).
GALLIEN.	T Embryologie.	PISOT.	T Tech. Mathém. de la Phys.
EICHORN.	T Botanique.	ROCH.	T Géologie.
DE CUGNAC.	T Biologie vég. (S. P. C. N.).	SCHATZMAN.	T Astrophysique.
M ^{lle} CAUCHOIS.	T Chimie-Physique.	TERMIER.	T Paléontologie stratigraphique.
THELLIER.	T Physique du globe.	ZAMANSKY.	T Mathématiques générales.
L'HÉRITIER.	T Biologie générale (Orsay).	LENNUIER.	T Physique (M. G. P.).
GRIVET.	T Radio-électricité (Orsay).	RIZET.	T Génétique (Orsay).
PONCIN.	T Mécanique générale.	ROUTHIER.	T Géologie appliquée.
DUBREIL.	T Arithmétique et Théorie des nombres.	M ^{me} TONNELAT.	T Physique Théorique.
QUELET.	T Chimie organique.	DIXMIE.	T Mathématiques (M. P. C.).
CAGNIARD.	T Géophysique appliquée.	SOUCHAY.	T Chimie générale.
CHAMPETIER.	T Chimie macromoléculaire.	AIGRAIN.	T Electrotechn. générale.
CUVILLIER.	T Micropaléontologie.	BRUSSET.	T Chimie systématique.
JUNG.	T Pétrographie.	M. LÉVY.	T Physique théorique des hautes énergies (Orsay).
TRILLAT.	T Microscopie et diffraction électronique.	M ^{me} CHAIX.	T Chimie biologique.
WIEMANN.	T Chimie organique et struct.	M ^{me} HUREL-PY.	T Biologie végétale (P. C. B.).
JACQUINOT.	T Spectroscopie et physique céleste (Orsay).	PIAUX.	T Chimie (M. P. C.).
		BRUN.	T Mécanique théorique des Fluides.

LEDERER.	T	Chimie biologique.	HAISSINSKY.	T	Radiochimie.
M ^{me} DUBREIL.	T	Mathématiques (Agrégation).	LEMÉE.	T	Physiologie vég. (B.M.P.V.). (Orsay).
M ^{me} LELONG.	T	Mathématiques (E. N. S.).	GUÉRIN.	T	Chimie M. P. C. (Orsay).
BELLAI.	T	Géologie (S. P. C. N.).	CHATELET (M.).		Chimie (P. C. B.).
COTTE.	T	Physique électricité.	JEAN.	T	Physique Nucléaire (Orsay).
DUBOIS (J. E.).	T	Chimie organique.	MATTLER.	T	Physique (S.P.C.N.).
LAMOTTE.	T	Zoologie (E. N. S.).	MICHEL (L.).		Physique théor. des Hautes Energies (Orsay).
MICHEL (A.).	T	Chimie minérale (Orsay).	BERGERARD.		Zoologie (Orsay).
OLMER.	T	Energétique générale.	BERTEIN.		Electronique (Orsay).
ROUAULT.	T	Electricité (Orsay).	BOUSSIÈRES.		Chimie des Radioéléments (Orsay).
GAUTHIER.	T	Mécanique appliquée.	M ^{me} COUTURE.		Thermodynamique et Mécanique physique.
BARCHEWITZ.	T	Chimie-Physique.	ELLENBERGER.		Géologie appliquée s/le ter.
BROSSEL.	T	Physique atomique.	FRANC.		Biologie animale (P. C. B.).
BUSER.		Physiologie comparée.	SCHNELL.		Botanique tropicale (Orsay).
CAMUS.		Physiologie vég. (B.M.P.V.).	STOLKOWSKI.		Physiologie générale.
CASTAING.	T	Physique (Orsay).	ACHER.		Chimie Biologique (Orsay).
CURIEN.	T	Minéralogie et Cristallog.	BAUDOIN.		Biologie animale (P. C. B.).
MOYSE.	T	Physiologie végétale (Orsay).	BEAUMONT.		Biologie animale (S.P.C.N.).
NOIROT.		Evolution des êtres organisés.	BLAMONT.		Géophysique Ionosphère.
PANNETIER.	T	Chimie générale (Orsay).	BOUREAU.		Botanique.
POSSOMES.	T	Zoologie.	CURIE (D.).		Physique (M. G. P.).
PULLMANN.	T	Chimie théorique.	DURAND-DELGA.		Géologie.
TEILLAC.	T	Physique nucléaire et Radioactivité.	FRÉON.	T	Chimie organique (Orsay).
TONNELAT.	T	Biologie physico-chimique.	HELLER.		Physiologie Végétale.
VILLE.	T	Econométrie.	TORTRAT.		Calcul des Probabilités.
WILLEMART.		Chimie (P. C. B.).	CAILLEUX.		Géologie (S. P. C. N.).
DODÉ.	T	Chimie (Orsay).	MAGNAN.	T	Physique (S. P. C. N.).
FREYMAN.	T	Recherches physiques.	DAUDEL.	T	Mécanique Ondulatoire appliquée à la chimie théorique et à la Physique Nucléaire.
GUINCHET.	T	Biol. vég. (S.P.C.N.) (Ors.).	M ^{lle} FOURCROY.		Biologie Végétale (S.P.C.N.).
ROLLET.	T	Chimie (P. C. B.).	M ^{me} CHOQUET-BRUHAT.	T	Mécanique analytique et Mécanique céleste.
M ^{lle} JOSIEN.	T	Chimie (S. P. C. N.).	M ^{lle} VEIL.		Physiologie générale.
CHEVALLEY.	T	Géométrie algébrique et théorie des groupes.	LWOFF.	T	Microbiologie.
ARNOULT.	T	Electronique (Orsay).	SIESTRUNCK.	T	Mécanique physique et expérimentale.
CHAPELLE.	T	Physique (Orsay).	LACOMBE.	T	Métallur. des métaux Nucl.
DELANGE.	T	Mathématiques (Orsay).	BROCHARD.	T	Physique (P. C. B.) (Orsay).
DENY.	T	Mathém. gén. (Orsay).	CABANNES.	T	Mécanique générale.
GERMAIN.	T	Mécanique théorique des fluides.	LESIEUR.	T	Mathématiques M. P. C. (Orsay).
LUCAS (G.).	T	Géologie.	MAZET.	T	Mécanique gén. (Orsay).
ALLARD.	T	Chimie-Physique.	CAIRE.		Géographie physique et Géologie dynamique.
BERTHELOT.	T	Physique fondamentale des Hautes Energies (Orsay).	COMOLET.		Mécanique des Fluides.
BRICART.	T	Météorologie et physique de l'Atmosphère.	CORABEUF.		Physiologie animale.
M ^{me} ALBE-FESSARD.		Psychophysiologie.	DELLOUE.		Physique de l'exosphère.
FRIEDEL.		Physique des Solides (Ors.).	GORENFLOT.		Botanique II (Orsay).
M. JULIA.		Etudes des Moléculaires naturelles complexes.	HOUILLO.		Biologie animale (P.C.B.).
LENDER.	T	Biol. Animale (S. P. C. N.), Orsay.	JULLIEN (J.).		Chimie (P. C. B.).
MAGAT.		Physico-chimie des radioéléments.	MALGRANGE.		Tech. Math. de la Phys.
M ^{lle} QUINTIN.	T	Electrochimie.	OLIVIER.		Anthropologie.
MONOD.	T	Chimie du métabolisme.	NOZERAN.	T	Botanique II (Orsay).
BENOIT.	T	Physiol. animale (Orsay).	BLANG-LAPIERRE.		Physique (E. N. S.) (Ors.).
DE POSSEL.	T	Analyse numérique.			
CHARLOT.	T	Chimie analytique.			

Secrétaire général. R. POUILLAIN.

MAMMALIA

L'ARCHITECTONIQUE COMPAREE QUALITATIVE ET QUANTITATIVE DU DIENCEPHALE DES INSECTIVORES

par

R. BAUCHOT

AVANT-PROPOS

Je tiens à exprimer ici ma reconnaissance à tous ceux qui ont bien voulu s'intéresser à mon travail.

Ma gratitude va en premier lieu à M. le Professeur Prenant, auquel je dois la meilleure part de ma formation zoologique.

Je suis infiniment redevable à mon Maître, M. le Professeur Devillers, qui m'a donné le sujet de cette Thèse et m'a prodigué tant de conseils éclairés.

Je tiens à exprimer toute ma reconnaissance à M^{me} le Professeur Albe-Fessard, à qui je dois tant d'excellents avis, et à M. le Professeur Lamotte, pour l'intérêt qu'il a bien voulu porter à mon travail en ne cessant de me fournir conseils et encouragements.

Que M. le Professeur Couteaux et M. le Professeur Anthony, qui ont suivi mes recherches avec bienveillance, me permettent de leur dire combien je leur suis obligé.

Je n'oublie pas M. le Professeur May, qui a mis à ma disposition dans son Laboratoire tous les moyens de poursuivre ma Thèse et de la mener à bien.

Mes remerciements vont également à ceux qui m'ont apporté leur aide efficace en me récoltant ou en me prêtant un matériel rare et précieux. Je citerai en particulier M. le Professeur Millot et le D^r Paulian, de l'Institut de Recherches Scientifiques Malgaches, le D^r Ginsburg, du Muséum National d'Histoire Naturelle, M. le Professeur Vandel et le D^r Peyre, de l'Université de Toulouse, et enfin, en Allemagne, M. le Professeur Spatz, les D^{rs} Stephan et Diepen (Giessen) et M. le Professeur Hassler (Freiburg).

J'ai pu travailler à Giessen grâce à des bourses octroyées par la Max-Planck-Gesellschaft et la Mainze Akademie der Literatur und der Wissenschaften. Cette dernière a également subventionné l'impression de ce travail. Que l'une et l'autre trouvent ici l'expression de ma gratitude.

Je ne saurais terminer sans adresser mes remerciements à M^{me} F. Vachon, dont l'aide m'a été précieuse pour l'illustration de cette Thèse.

INTRODUCTION

W. E. Le Gros Clark écrivait, en 1929, dans son étude des noyaux thalamiques antérieurs des Insectivores :

« Pour une étude comparée du thalamus, les cerveaux des Insectivores sont particulièrement utiles. Ce sont de petits cerveaux, relativement généralisés, et de tailles vraiment comparables. En même temps, ils montrent des caractères spécifiques marqués qui les opposent les uns aux autres. Un tel développement différentiel du cerveau dans son ensemble se reflète dans une grande mesure dans la structure du thalamus, et il est permis de penser qu'une étude comparée de ces cerveaux puisse fournir des preuves de nature anatomique concernant la signification des divers noyaux thalamiques ⁽¹⁾. »

Ces quelques phrases peuvent servir d'introduction au présent travail. En effet, je me suis donné pour tâche d'étudier la structure cytoarchitectonique du diencéphale non d'une seule espèce, mais d'un ordre de Mammifères. Les méthodes d'étude de l'anatomie comparée, qualitative et quantitative, doivent, dans ce domaine, non seulement apporter une vue meilleure et plus approfondie des structures diencéphaliques, mais conduire également à certaines interprétations fonctionnelles de ces structures. La nature de telles méthodes, la limite de leur utilisation pour les interprétations fonctionnelles, seront également traitées en tant que telles dans ce travail. Ainsi, en même temps qu'une étude cytoarchitectonique comparée du diencéphale des Insectivores, je tente d'apporter une méthodologie des possibilités d'investigation du fonctionnement cérébral chez des animaux qui ne se prêtent pas à l'expérimentation.

(1) « For a comparative study of the thalamus, the brains of the insectivora are especially useful. They are small, relatively generalized brains, and readily comparable in their size. At the same time they show marked specific characteristics in which they contrast with each other. Such a differential development of the cerebrum as a whole is reflected to a large extent in the structure of the thalamus, and it seems feasible to surmise that a comparative study of these brains may yield evidence of an anatomical nature concerning the significance of the different thalamic nuclei. »

L'un des principaux caractères des Insectivores est de ne comporter aucune espèce qu'on puisse facilement élever en Laboratoire. Le seul résultat auquel on puisse prétendre est de tenir en survie des animaux récoltés dans la nature ; dans ces conditions, on peut envisager de faire sur certains Insectivores, comme le Hérisson par exemple, qui n'est pas un animal rare, des expériences physiologiques ; mais on se heurte alors à la difficulté de récolter assez d'individus pour pouvoir entreprendre une étude physiologique systématique de ces animaux. Aussi ne faut-il pas s'étonner qu'il n'existe presque aucune étude anatomique de l'encéphale des Insectivores. Non seulement ces animaux ne peuvent être élevés facilement au Laboratoire, mais, quelques espèces mises à part, ce sont en même temps des animaux de petite taille, aux mœurs nocturnes, et dont la chasse est difficile. De telles études anatomiques, conçues généralement dans un but purement utilitaire, préalable à l'expérimentation, ne se sont donc jamais imposées, et les seules mentions d'Insectivores dans la littérature concernent des espèces qui présentent, par certains aspects, un intérêt particulier. C'est le cas de l'étude consacrée à *Talpa europaea* par Ganser en 1882, étude faite presque uniquement d'après les faisceaux de fibres, et que j'ai complétée en 1959 par l'analyse des masses nucléaires. Ganser, élève de von Gudden, a étudié les connexions chez la Taupe avec l'intention de s'affranchir des fibres du tractus optique, qu'il pensait devoir manquer chez cet animal aveugle. Son analyse des commissures supra-optiques l'a conduit à isoler des décussations de Meynert et de von Gudden la décussation qui porte son nom. De même, Le Gros Clark a consacré, en 1929, une étude au thalamus de *Tupaia minor* ; cette espèce ne peut être considérée, comme il l'affirme, comme un Insectivore généralisé, mais, par sa situation taxonomique entre Insectivores vrais et Lémuriens (c'est-à-dire Primates), elle offre un intérêt particulier : trouve-t-on chez les Tupaiidae, et sous quelle forme, les structures particulières qui différencient les encéphales des Primates de ceux des autres Mammifères ? Enfin, la dernière étude consacrée à un Insectivore est celle de Campbell et Ryzen sur *Sorex cinereus*. Cette étude assez succincte, faite en 1953, a pour but de rechercher comment évoluent les structures diencéphaliques chez un des Mammifères les plus petits en taille.

Il faut ajouter à cette liste réduite quelques pages sur la glioarchitectonique du cerveau des Insectivores, de Bairati et Contu,

en 1950 ; l'étude consacrée à la Musaraigne par Watson en 1907 ; l'étude d'anatomie comparée de Sachs (1909), dans laquelle quelques lignes sont consacrées au thalamus de *Talpa* et de *Lemur* ; celle de Neiding (1911), qui compare le diencéphale du Hérisson à ceux du Lapin, du Chien et du Macaque ; enfin, deux œuvres plus importantes, de Suzuki (1936) et de Iso (1941), portant non sur des Insectivores sensu stricto, mais sur des Chiroptères.

Signalons pour terminer les travaux de Werkman (1913) et d'Appajee (1942) sur la lame terminale, frontière antérieure du diencéphale ; les travaux de Krabbe (1919, 1925, 1929 et 1942) sur certaines formations épithalamiques (organe pinéal, organe pariétal, organe sous-commissural), et sur la morphogénèse du cerveau ; les travaux de Rochon-Duvigneaud (1928) et de Cei (1946) sur la vision chez les Insectivores ; quelques études d'anatomie comparée de l'école d'Obersteiner à Vienne, consacrées à l'ensemble des Mammifères, et dans lesquelles les Insectivores sont toujours mentionnés (par exemple Kornyey pour le ganglion géniculé latéral, Hornet pour le ganglion géniculé médial, Spiegel et Zweig pour le tubercule cendré). Dans le même ordre d'idées, d'Hollander et Ghisoland (1927) ont étudié les voies cortico-thalamiques de quelques Mammifères, Rongeurs et Hérisson ; Woollard (1926-1927) et Wright (1950), le premier, le ganglion géniculé latéral, le second, la région préoptique de formes pré-primates.

La seule contribution importante à l'étude de structures thalamiques chez des Insectivores, outre celles qui concernent *Talpa*, *Tupaia* et *Sorex*, est celle de Le Gros Clark sur les noyaux antérieurs (1929).

L'étude du diencéphale des Insectivores restait donc à faire. On pourra la comparer utilement, non aux études précédentes, trop peu nombreuses ou trop anciennes, mais à des études semblables faites sur d'autres groupes : Marsupiaux (Bodian, Chu...), Rongeurs (Gurdjian, Holmes, Hess...), Chiroptères (Iso, Suzuki), et même des formes plus évoluées : Carnivores (Crouch...), Primates (Walker...). L'analyse historique et critique de tous les travaux consacrés au diencéphale des Mammifères sortirait largement du cadre de cette étude. Je renverrai donc uniquement, au cours des comparaisons, aux principales études de ces auteurs. Les discussions que je serai ainsi amené à faire quant aux homologues possibles de telle ou telle structure diencéphalique ne seront pas

exhaustives ; j'ai néanmoins consulté le maximum de travaux, et ne citerai que ceux que j'ai lus personnellement. On trouvera une étude plus complète des homologues diencéphaliques en consultant Ramon y Cajal comme auteur ancien (1909), et Ariens-Kappers, Huber et Crosby comme auteurs modernes (1936).

Si nous revenons à la phrase de Le Gros Clark citée en épigraphe, il nous faut corriger une petite erreur : bien que fort diversifiés les uns des autres, les Insectivores ne sont pas si différents par leurs structures cérébrales, qu'on puisse facilement les identifier sur coupes. Autrement dit, les différences qualitatives qui existent entre eux ne sont pas suffisantes pour permettre de déduire la signification fonctionnelle des divers noyaux thalamiques. Il faut donc adjoindre à l'étude anatomique pure une étude quantitative dont les résultats, analysés par des méthodes mathématiques, permettront dans certains cas de préciser ou de confirmer les fonctions possibles suggérées par les analogies anatomiques. Ces méthodes mathématiques sont au nombre de deux : la première consiste à étudier, en suivant un processus toujours identique, les corrélations liant certaines données quantitatives au poids somatique moyen des diverses espèces étudiées. On peut ainsi faire abstraction de la taille propre à chaque espèce, et comparer, à poids somatique constant, les diverses espèces pour telle structure diencéphalique. Le classement des espèces ainsi obtenu, comparé aux données fournies par l'étude taxonomique, la biologie, ou encore apprécié en fonction de la physiologie probable de l'organe étudié, fournit des résultats intéressants, qui dépassent de beaucoup par leur importance ceux qu'on pourrait tirer d'une simple comparaison qualitative. La seconde méthode mathématique, que je n'ai appliquée qu'à deux exemples, consiste à chercher, par l'étude des corrélations liant deux ensembles, à quelles autres structures peut être liée fonctionnellement telle structure déterminée. Cette méthode doit permettre de choisir, entre plusieurs solutions possibles, celle qui semble la plus vraisemblable ; elle s'apparente assez aux méthodes physiologiques d'ensemble, mais se révèle être longue et d'une utilisation délicate.

Le plan de cet ouvrage est le suivant : après l'exposé du matériel et des méthodes d'étude utilisées, je donne la structure-type du diencéphale de *Sorex araneus*, et les variations autour de ce type des autres Insectivores et des Lémuriens étudiés. Dans une

seconde partie, l'analyse quantitative des structures diencephaliques à poids somatique constant permet de dégager les grandes lignes de l'organisation diencephalique. La dernière partie enfin comporte un essai d'analyse fonctionnelle de certaines structures (celles dont les correspondants périphériques ou corticaux existent déjà en données numériques), à savoir les noyaux hypothalamiques neurosécrétoires, et les structures thalamiques les plus directement liées à l'allocortex (système olfactif, système limbique).

MATERIEL ET METHODES D'ETUDE

A) MATERIEL ETUDIE

La systématique proposée par Heim de Balsac et Bourlière dans le Traité de Zoologie de Grassé, Tome XVII (1955), donne des Insectivores le classement suivant :

- I. Sous-ordre CHRYSOCHLOROIDA.
 - F. CHRYSOCHLORIDAE
- II. Sous-ordre EUINSECTIVORA.
 - Super F. **Tenrecoidea**
 - F. SOLENODONTIDAE
 - F. TENRECIDAE
 - Tr. Tenrecinae, Oryzorictinae, Potamogalinae
 - Super F. **Erinacoidea**
 - F. ERINACEIDAE
 - Super F. **Soricidea**
 - F. SORICIDAE
 - Tr. Soricinae, Crocidurinae, Scutisoricinae
 - F. TALPIDAE
 - Tr. Uropsilinae, Desmaninae, Talpinae, Scalopinae, Condylurinae
- III. Sous-ordre MENOTYPHLA.
 - Super F. **Macroscelidoidea**
 - F. MACROSCELIDIDAE
 - Tr. Macroscelidinae, Rhynchocyoninae
 - Super F. **Tupaioidea**
 - F. TUPAIIDAE

Le matériel que j'ai pu étudier comporte au moins une espèce de chacune des familles, Solenodontidae exceptés. Les *Solenodon* semblent en effet en voie d'extinction, et M. P. Darlot, attaché culturel français à Haïti et Professeur de Biologie à l'Institut Français, n'a pu m'en procurer. De chacune des familles des Erinaceidae et des Tupaiidae, je ne possède qu'un seul représentant : *Erinaceus europaeus*, le Hérisson, commun en France, et *Tupaia glis* espèce asiatique. Des autres familles, j'ai pu étudier des espèces de diverses tribus ; en voici la liste :

- | | |
|-------------|--|
| TENRECIDAE. | Tr. Tenrecinae : <i>Tenrec ecaudatus</i> , <i>Setifer setosus</i> |
| | Tr. Potamogalinae : <i>Potamogale velox</i> . |
| SORICIDAE. | Tr. Soricinae : <i>Sorex minutus</i> , <i>S. araneus</i> , <i>Neomys fodiens</i> |
| | Tr. Crocidurinae : <i>Crocidura russula</i> , <i>C. occidentalis</i> . |

TALPIDAE.	Tr. Desmaninae : <i>Galemys pyrenaicus</i>
	Tr. Talpinae : <i>Talpa europaea</i> .
MACROSCOLIDAE.	Tr. Macroscelidinae : <i>Elephantulus fuscipes</i>
	Tr. Rhynchocyoninae : <i>Rhynchocyon stuhlmanni</i> .

Enfin, des Chrysochloridae, j'ai pu étudier deux espèces : *Chlorotalpa stuhlmanni* et *Chrysochloris asiatica*.

J'ai adjoint à ces Insectivores une espèce de Lémurien, prise parmi les Lissencéphales : *Galago demidovii*, de façon à pouvoir utilement comparer *Tupaia*, espèce de position taxonomique controversée, d'une part aux Macroscelididae, d'autre part aux Lémuriens qu'elle annonce.

Un grand nombre des espèces étudiées provient du Congo Belge, et je remercie les Professeurs Spatz et Hassler et le Dr Stephan qui m'ont, plusieurs années durant, donné toutes possibilités pour consulter, à Giessen, leurs collections. A ces collections, qui comportent, outre les espèces congolaises, des espèces européennes et *Tupaia*, j'ai adjoint des espèces françaises, malgaches et sud-africaines (1).

Le tableau ci-dessous résume, pour chaque espèce étudiée, le sigle abrégatif qui sera désormais utilisé, et la provenance :

<i>Chlorotalpa stuhlmanni</i>	Ct	Congo
<i>Chrysochloris asiatica</i>	Ce	Afrique du Sud
<i>Tenrec ecaudatus</i>	Te	Madagascar
<i>Setifer setosus</i>	Se	Madagascar
<i>Potamogale velox</i>	Po	Congo
<i>Erinaceus europaeus</i>	Er	Allemagne, France
<i>Sorex minutus</i>	Sm	Allemagne
<i>S. araneus</i>	Sa	Allemagne
<i>Neomys fodiens</i>	Ne	Allemagne, France
<i>Crocidura russula</i>	Cr	Allemagne
<i>C. occidentalis</i>	Co	Congo
<i>Galemys pyrenaicus</i>	Gm	France
<i>Talpa europaea</i>	Ta	Allemagne
<i>Elephantulus fuscipes</i>	El	Congo
<i>Rhynchocyon stuhlmanni</i>	Rb	Congo
<i>Tupaia glis</i>	Tu	Malaisie
<i>Galago demidovii</i>	Gg	Congo

(1) Je remercie chaleureusement le Dr Peyre et le Professeur Vandel pour les espèces semi-aquatiques pyrénéennes, le Dr Paulian et le Professeur Milot pour les espèces malgaches, ainsi que le Dr Ginsburg pour la Taupe dorée sud-africaine.

Les principaux caractères biologiques des Insectivores peuvent être résumés comme suit :

— SOUS-ORDRE DES CHRYSOCHLOROIDEA. Il comporte des animaux appartenant tous au type fouisseur (les Taupes dorées), et généralement considérés comme très primitifs. L'examen de la morphologie externe du cerveau (Stephan et Bauchot, 1960) est effectivement favorable à l'isolement des Chrysochloridae du reste des Insectivores, mais le développement des formations isocorticales montre que ces animaux ne sont nullement primitifs.

— SOUS-ORDRE DES MENOTYPHLA. Il comporte essentiellement les Macroscelididae, auxquels on peut adjoindre, comme le font Heim de Balsac et Bourlière (1955), les Tupaiidae. On peut également (Saban, 1954), ranger les Tupaiidae dans les Primates, au voisinage immédiat des Lémuriens ⁽²⁾, ou les considérer comme des formes de passage entre ces deux ordres. En ce qui concerne l'encéphale, Macroscelididae et Tupaiidae ont en commun, comme caractère immédiatement visible, d'appartenir au type « macroptique » et d'être des animaux diurnes. Tous les autres Insectivores sont soit aveugles, soit microptiques (Bauchot et Stephan, 1961) et nocturnes. Parmi les Macroscelididae, certains sont adaptés à la vie dans les zones arides (*Elephantulus*), d'autres vivent dans des régions bien plus humides (*Rhynchocyon*) ; les Tupaiidae ont un habitat semi-arboricole.

— SOUS-ORDRE DES EUINSECTIVORA. Il n'est pas homogène. Il comporte des espèces adaptées à la vie fouisseuse (*Talpa*) et, fait très important, plusieurs espèces appartenant à des familles différentes adaptées à une vie semi-aquatique. L'adaptation est plus ou moins poussée : *Neomys fodiens* semble être l'espèce la moins nettement modifiée. C'est une Musaraigne du bord de l'eau, qui chasse au besoin en milieu aquatique, mais possède également un comportement terrestre. *Limnogale*, espèce malgache que je n'ai malheureusement pu me procurer, montre déjà une palmure interdigitale postérieure et un léger aplatissement latéral de la queue. *Galemys* possède une palmure interdigitale aux quatre membres et le même aplatissement de la queue. *Potamogale* enfin, espèce de loin la mieux adaptée, ne possède pas de palmure aux doigts,

(2) Dans la suite, j'utiliserai fréquemment le terme « Lémuriens » pour désigner à la fois *Tupaia* et *Galago*.

mais une queue puissante et aplatie qui fonctionne tout à fait comme une palette natatoire. Alors que *Neomys* et *Galemys* ont un régime alimentaire varié (insectes, crustacés d'eau douce, œufs et larves de poissons), *Potamogale* semble ne se nourrir que de crabes.

Les espèces qui restent, jointes à la Taupe qui n'a comme particularité que son mode de vie fouisseur, sont toutes terrestres, surtout nocturnes, et à régime alimentaire omnivore à prédominance insectivore ; elles n'offrent pas d'adaptations particulières, et forment donc un ensemble d'Insectivores terrestres assez généralisés dont nous verrons plus loin l'intérêt.

B) METHODES D'ETUDE

En vue de réaliser des études quantitatives valables, c'est-à-dire qui suppriment au maximum les causes de variations et d'erreurs, le matériel étudié a été traité suivant des méthodes très strictes, toujours identiques. De cette façon, s'il existe des causes d'erreur, elles sont les mêmes pour toutes les espèces, et les différences interspécifiques ne sont pas modifiées. L'adoption du protocole qui sera exposé plus loin a deux avantages : d'une part, ce protocole permet de comparer les données quantitatives diencéphaliques aux données corticales des mêmes animaux, traités de la même façon ; d'autre part, il respecte les décisions prises par la Fédération Mondiale de Neurologie, réunie à Giessen (Allemagne) le 25 novembre 1959, et dont le représentant français était le Professeur J. Anthony.

FIXATION ET COLORATION

L'animal vivant est endormi au chloroforme, puis pesé et mesuré. Dans le cas d'un animal trouvé mort, ou pris au piège et blessé, cette méthode est encore possible quelques heures après la mort ou la saignée de l'animal. La mesure du poids somatique et de quelques dimensions — longueur totale, de la tête, de la queue, de l'oreille, du pied — a pour but, d'une part, de déterminer le poids somatique moyen des adultes de l'espèce, d'autre part, par comparaison avec les mêmes valeurs concernant d'autres individus déjà capturés ou cités dans la littérature, de voir si le

spécimen est bien adulte et de taille normale. Il est en effet fondamental de connaître, de la façon la plus précise possible, le poids somatique moyen des adultes de chaque espèce.

On dissèque alors l'animal pour mettre à nu, suivant sa taille, soit les carotides, soit le cœur, et l'on chasse le sang de l'appareil circulatoire au moyen de sérum physiologique à 37°. Le sang sort, soit au niveau du ventricule droit, soit par les veines caves antérieures, que l'on a sectionnées. On remplace ensuite dans l'appareil à injection le sérum par du liquide fixateur de Bouin, également à 37°, et cette injection est poursuivie jusqu'à pénétration du fixateur dans toutes les régions céphaliques. Le contrôle le plus facile se fait sur la muqueuse buccale, la langue, le lobe des oreilles et la région nasale. L'injection terminée, la tête est sectionnée en arrière du Foramen magnum, et plongée dans le Bouin pendant toute la durée de la fixation. Cette durée varie de deux à cinq jours suivant la taille des espèces, après quoi les pièces sont conservées dans l'alcool à 70°. On poursuit aussitôt la dissection pour déterminer le sexe de l'animal, quand il n'est pas évident extérieurement.

Quelques heures après la fixation peut commencer la préparation de l'encéphale. Le Bouin présente le double avantage de durcir l'encéphale, qui devient ainsi moins fragile, et de décalcifier légèrement l'os, qui est plus facile à enlever. La préparation se fait de l'arrière vers l'avant, et de la face ventrale à la face dorsale. L'encéphale une fois sorti du crâne est dégagé des méninges. On sectionne l'un des trijumeaux au niveau de l'orbite, l'autre au point de sortie du cerveau, et l'encéphale est pesé avec précision. De même que l'on a recherché un poids somatique moyen de l'espèce chez l'adulte, on recherche le poids encéphalique moyen correspondant. On trouvera dans Stephan (1959) des considérations théoriques et pratiques sur les problèmes posés par l'étude des relations poids encéphalique / poids somatique chez les Insectivores et les Primates.

L'encéphale fixé est lavé à l'alcool à 70°, déshydraté et inclus dans la paraffine. Il est coupé sur un microtome horizontal à une épaisseur de 10 μ (rarement 20 μ) ; on monte une coupe sur 2, 3, 5 ou 10 suivant la taille de l'encéphale, de telle sorte que l'encéphale entier soit représenté par 400 à 500 niveaux régulièrement espacés. Chaque coupe est colorée au violet de crésyl, et la coupe immédiatement voisine par la méthode de Heidenhain-Woelcke.

Des niveaux de référence sont choisis, régulièrement espacés le long du diencéphale, et tels que le diencéphale tout entier soit représenté par 12 à 15 niveaux. Il n'existe alors pratiquement aucun noyau important qui ne soit présent sur plusieurs niveaux. et chaque noyau est figuré au moins une fois. Ces niveaux sont photographiés, tirés en photogrammes à un grandissement simple connu (de 30 à 200 fois suivant la taille du cerveau), et utilisés pour constituer de chaque espèce un atlas représentatif.

DÉLIMITATIONS ARCHITECTONIQUES

Il ne s'agit pas d'entreprendre ici une discussion théorique sur la méthode architectonique et les difficultés qu'elle soulève. On pourra consulter à ce propos les introductions de Friedemann (1912), de M. Rose (1935), de C. et O. Vogt (1942), de Brockhaus (1942), de Dellmann (1959) et surtout l'étude assez complète de Feremutsch (1952). Je me contenterai de donner les principales définitions, les critères utilisés, et les raisons qui m'ont conduit à procéder ainsi.

Architectonique qualifie d'une façon générale l'agencement particulier des cellules à l'intérieur du système nerveux central. Par extension, on désigne sous le même vocable la structure de l'encéphale, telle qu'elle résulte de la distribution de divers éléments. On parle de myéloarchitectonique (structure d'après les fibres myélinisées), d'angioarchitectonique (d'après les vaisseaux), de glioarchitectonique (d'après les cellules névrogliques, cf. Bairati et Contu, 1950), de cytoarchitectonique (d'après les cellules nerveuses ou neurones), enfin de caryoarchitectonique (d'après les caryons, noyaux des neurones, cf. Bachmann, 1950). Ces études n'ont pas toutes le même intérêt : la glioarchitectonique n'est pas utilisée pour la localisation des noyaux et aires cérébrales ; la caryoarchitectonique semble sans utilité pratique. Il subsiste, dans l'ordre d'importance croissante, l'angioarchitectonique, qui permet de tracer les grandes subdivisions encéphaliques ; la myéloarchitectonique, qui détermine généralement les grands ensembles thalamiques (noyau médial et complexe latéral par exemple), mais permet aussi des distinctions plus fines (noyaux encapsulés, comme l'antérodorsal ou le subthalamique ; noyaux commissuraux, zones d'arrivée des fibres lemniscales, etc.) ; enfin la cytoarchitectonique,

essentielle à la localisation et surtout à la délimitation de la plupart des masses nucléaires.

Comme le souligne très justement Feremutsch (1952), la méthode architectonique n'est utilisable qu'avec de faibles grossissements optiques ; les valeurs que donne cet auteur sont un peu faibles pour les Insectivores les plus petits, mais on peut considérer le grandissement 100 comme convenable en général. A ce grandissement, les critères d'identification et de délimitation des divers noyaux diencéphaliques sont les suivants :

— les critères topographiques, d'après les coupes colorées au Nissl et au Woelcke, permettent d'identifier les grandes régions corticales ou thalamiques, les principaux faisceaux, les capsules fibreuses entourant certains noyaux ;

— une série de critères qu'on peut qualifier d'histologiques, résultant de l'étude des coupes colorées au Nissl :

a) les agencements cellulaires : noyaux à cellules périphériques orientées tangentiellement ; noyaux commissuraux à cellules alignées parallèlement aux fibres ;

b) les densités cellulaires : elles permettent parfois des délimitations très précises et divisent les noyaux en pluri- et paucicellulaires ;

c) les tailles et formes cellulaires : elles permettent la subdivision en noyaux magno- et parvocellulaires, et qualifient les cellules de rondes, polygonales, multipolaires, etc... ;

— les critères cytologiques, qui ont recours aux structures intracellulaires (noyau ou mieux caryon, corps de Nissl surtout) nécessitent un plus fort grossissement optique.

En fait, l'existence dans le matériel étudié d'animaux fixés post mortem, et la grande variabilité des caractères intracellulaires d'un individu à l'autre, ou même d'un hémisphère à l'autre (voir les travaux de von Economo, 1930, et de Simma, 1957), m'ont fait attacher moins d'importance aux critères cytologiques ; comme, de plus, la présente étude est surtout comparée, j'ai principalement retenu les caractères cytologiques qui restent constants d'une espèce à l'autre.

C'est donc surtout à partir des critères topographiques et histologiques qu'ont été réalisées la localisation et la délimitation architectoniques des aires et des noyaux diencéphaliques. Toutes

les fois qu'un caractère est mesurable, son analyse quantitative a été faite. Ces caractères sont : le volume nucléaire, noyau pris au sens de *griseum* de Vogt ; la taille cellulaire et la densité cellulaire. Caractères topographiques, agencements et formes cellulaires sont des caractères purement qualitatifs.

Il y a homologie entre noyaux d'espèces différentes quand on observe une concordance des caractères d'abord topographiques, puis histologiques, accessoirement cytologiques de ces noyaux. Même à l'intérieur de groupes systématiques restreints, comme celui des Insectivores, l'homologation des noyaux est certainement un des problèmes les plus délicats. Aussi n'est-il pas utile, dans chaque espèce, de subdiviser avec trop de détails les principaux noyaux, quand ces subdivisions ne se retrouvent pas chez toutes les espèces.

Les limites de chaque noyau ou de chaque aire sont portées sur les photogrammes après étude au microscope de la coupe correspondante colorée au violet de crésyl et de la coupe immédiatement voisine colorée au Woelcke. Très souvent, des reconstitutions partielles à partir de cerveaux de la même espèce coupés transversalement, sagittalement ou horizontalement, permettent de préciser les limites. Les coupes intermédiaires entre deux photogrammes sont évidemment elles aussi utilisées. On ne rencontre de vraies difficultés à déterminer les limites de certains noyaux que lorsqu'on n'a pas à sa disposition de cerveaux coupés dans les trois plans, transversal (dit plan de référence), sagittal et horizontal. En fait, pour deux espèces seulement, je n'ai pu utiliser que le plan transversal (*Sorex minutus* et *Chrysochloris*) ; dans tous les autres cas, j'ai pu étudier également les plans sagittaux, très utiles en particulier pour les subdivisions des noyaux des groupes dorsal et ventral ; dans trois cas enfin (*Sorex araneus*, *Erinaceus* et *Galago*), j'ai pu étudier en plus les plans horizontaux.

Sur chaque photogramme, et malgré les difficultés qu'il y a parfois à fixer à chaque noyau une limite précise, j'ai figuré ces limites en traits pleins ; ces photogrammes en effet sont ensuite mesurés par planimétrie pour déterminer les volumes des grandes subdivisions du diencephale. Une fois réalisé l'atlas représentatif d'une espèce, je recherche pour chaque noyau le niveau le plus typique, et j'en fais une photographie à plus fort grossissement, de telle sorte qu'il y figure au moins 20 à 50 cellules. Les photo-

graphies de ces secteurs servent ensuite à déterminer la taille cellulaire moyenne et la densité cellulaire de chaque noyau.

MESURE DES TAILLES CELLULAIRES

Pour chaque espèce, et pour chaque noyau diencéphalique, sur un photogramme de grandissement connu, on mesure la taille des diverses cellules. Pour cela, on utilise un grandissement particulier qui permet des mesures immédiates, à savoir 500 fois pour les espèces de grande taille, et 1.000 fois pour les petites espèces (*Musaraignes* et *Chrysochlores*). Seules sont mesurées, naturellement, les cellules qui sont situées dans le plan de mise au point de l'objectif du microscope, et qui comportent, bien visibles, le caryon et son nucléole. La mesure consiste à déterminer le diamètre du plus grand cercle inscriptible dans chaque cellule. Toutes les cellules du photogramme sont ainsi mesurées, et la valeur « nucléaire » moyenne déterminée. D'une façon générale, les tailles cellulaires de chaque noyau varient du simple au double, comme le montrent les quelques exemples du tableau n° 1.

Quatre noyaux ont été mesurés au grandissement 500, et la lecture en millimètres, multipliée par 2, donne immédiatement les μ correspondants. On détermine alors pour chaque noyau les valeurs extrêmes et la valeur nucléaire moyenne suivantes :

— Noyau médial (<i>Chlorotalpa</i>) :	9	16	Moy. :	11,89
— Noyau antérodorsal (<i>Elephantulus</i>) :	10	22	Moy. :	14,73
— Noyau géniculé médial (<i>Potamogale</i>) :	8	18	Moy. :	14,59
— Noyau suprachiasmatique (<i>Talpa</i>) :	4	10	Moy. :	6,57

En fait, notamment en ce qui concerne les trois premiers noyaux, ces calculs ont été faits à partir de plusieurs photogrammes ; on peut comparer les résultats de chacun de ces photogrammes pour estimer la variation qui résulte du choix du photogramme. En voici trois exemples :

1°) Noyau médial. *Chlorotalpa* (Tableau n° 2).

Taille moyenne de 144 cellules : 11,89. Ecart-Type : 0,38.

2°) Noyau antérodorsal. *Elephantulus* (Tableau n° 3).

Taille moyenne de 330 cellules : 14,73. Ecart-Type : 2,32.

Tableau N° 1. Tailles cellulaires.

Taille en μ	Noyaux étudiés			
	Médial (Ct)	Antérodorsal (El)	Géniculé méd. (Po)	Suprachiasmat. (Ta)
4				4
5				25
6				45
7				56
8			1	21
9	6		-	6
10	26	6	1	2
11	24	14	1	
12	41	34	4	
13	27	49	13	
14	12	68	19	
15	5	35	16	
16	3	54	14	
17		34	10	
18		13	2	
19		13		
20		9		
21		-		
22		1		

Tableau N° 2. Tailles cellulaires; noyau-médial (Ct).

N° coupe	Nombre de cellules	Moyenne nucléaire
528	18	11,95
532	20	12,29
536	19	11,90
540	22	11,40
544	21	11,30
548	20	12,07
552	24	12,36

Tableau N° 3. Tailles cellulaires; noyau antérodorsal (El).

N° coupe	Nombre de cellules	Moyenne nucléaire
938	23	16,35
942	37	13,95
946	43	13,68
950	36	14,19
954	34	15,06
958	28	15,18
962	28	14,68
966	17	14,94
970	24	14,17
974	18	15,89
978	22	14,95
982	20	15,65

3°) Noyau géniculé médial. *Potamogale* (Tableau n° 4).

Taille moyenne de 81 cellules : 14,59. Ecart-Type : 0,68.

Pour juger de ces résultats, il faut pouvoir les comparer, d'une part à la variation de la taille cellulaire à l'intérieur du diencéphale, d'un noyau à l'autre, d'autre part, à la variation à l'intérieur des Insectivores, d'une espèce à l'autre, pour un noyau déterminé.

a) *Variation de la taille cellulaire à l'intérieur du diencéphale.*

D'une façon générale, à l'intérieur du diencéphale, le rapport entre la moyenne nucléaire la plus forte et la moyenne la plus faible est environ 2. En valeurs extrêmes, le rapport entre la taille de la cellule diencéphalique la plus grande et celle de la cellule la plus petite est environ 3. Exemple *Talpa* ; noyau habénulaire médial : moyenne nucléaire : 6,12 ; valeurs extrêmes : 4 et 9 ; noyau ventral oral : moyenne nucléaire : 12,00 ; valeurs extrêmes : 8 et 14. Rapport des moyennes : $12,00/6,12 = 1,96$. Rapport des extrêmes : $14/4 = 3,5$.

Le tableau n° 5 indique pour chaque espèce la moyenne nucléaire la plus forte, la moyenne la plus faible, et le rapport de ces deux moyennes.

Alors que la variation de la moyenne nucléaire de la taille cellulaire atteint au maximum, par suite du choix du photogramme, environ 16 % au sein d'un même noyau (N. antérodorsal chez *Elephantulus*), cette variation est de 100 % pour l'ensemble des noyaux diencéphaliques. La moyenne nucléaire est donc encore significative même dans les cas défavorables. En fait, cette variation de la moyenne nucléaire, par suite du choix du photogramme, peut être estimée à environ 6 % pour l'ensemble des noyaux et pour l'ensemble des espèces. Ainsi, dans l'exemple de *Talpa* donné plus haut, les cellules varient en taille de 4 à 14 μ ; la taille cellulaire moyenne pour l'ensemble du diencéphale est de 9 μ ; donc, la variation due au choix du photogramme est de $9 \times 0,06 = 0,5 \mu$. Des différences dans les moyennes nucléaires inférieures à 0,5 μ ne sont donc pas significatives. Cette variation est de 0,4 μ environ chez l'espèce la plus petite (*Sorex minutus*), et de 0,7 μ chez l'espèce la plus grosse (*Erinaceus*). Il est inutile de donner, des moyennes nucléaires, plus d'une décimale.

Tableau N° 4. Tailles cellulaires; noyau géniculé médial (Po).

N° coupe	Nombre de cellules	Moyenne nucléaire
645	18	14,06
675	22	15,04
705	20	14,56
735	21	14,62

Tableau N° 5. Noyaux magno- et parvocellulaires.

Espèce	Moyenne nucléaire la plus forte		Moyenne nucléaire la plus faible		Rapport des moyennes
Sm	S.II	11,13	SM	5,84	1,90
Sa	Vm	13,23	Hm	6,11	2,16
Cr	Int	11,65	Hm	6,53	1,78
Co	Int	14,30	Sch	6,22	2,30
Ne	Vc	12,25	Hm	6,32	1,94
Ct	Vc	15,22	DM	7,69	1,98
Cc	S.II	15,11	Hm	7,83	1,93
Gm	Vc	16,00	GLv	6,06	2,64
El	Ad	14,68	Sch	6,62	2,22
Ta	Vo	12,00	Hm	6,12	1,96
Gg	TMm	16,83	Sch	6,80	2,47
Tu	S.II	14,84	pp	7,81	1,90
Se	Vc	13,33	DM	7,08	1,88
Rh	S.II	16,18	SM	8,04	2,01
Po	Vo	16,86	Sch	7,84	2,15
Te	S.II	14,84	PT	7,17	2,07
Er	Pt	15,56	Sch	7,88	1,97

Tableau N° 6. Variations de la taille cellulaire.

Espèce	Moyenne nucléaire		
	Hm	Vc	VM
Sm	6,1	9,9	7,5
Sa	6,1	10,0	8,4
Cr	6,5	9,8	7,7
Co	6,9	9,7	7,5
Ne	6,3	12,2	8,6
Ct	7,8	15,5	9,4
Cc	7,8	13,6	9,0
Gm	7,7	16,0	8,0
El	9,0	12,1	9,0
Ta	6,1	11,0	7,7
Gg	8,2	12,8	10,1
Tu	10,3	12,4	11,0
Se	7,9	13,3	8,7
Rh	8,6	13,7	10,4
Po	9,6	14,2	9,9
Te	7,9	13,2	9,8
Er	10,0	14,7	9,7

b) *Variation de la taille cellulaire au sein des Insectivores.*

Trois exemples, empruntés à l'épithalamus (N. habénulaire médial Hm), au thalamus (N. ventral caudal Vc) et à l'hypothalamus (N. ventromédial VM) sont donnés dans le tableau n° 6.

La moyenne nucléaire de la taille cellulaire du N. habénulaire médial (Hm) varie de 6,1 μ (*S. minutus*, *S. araneus*, *Talpa*) à 10,3 μ (*Tupaia*). Le rapport de ces deux moyennes est de : 1,69. La moyenne nucléaire du N. ventral caudal (Vc) varie de 9,7 μ (*C. occidentalis*) à 16,0 μ (*Galemys*). Le rapport de ces deux moyennes est de : 1,65. La moyenne nucléaire du N. ventromedialis (VM) varie de 7,5 μ (*S. minutus*, *C. occidentalis*) à 11,0 μ (*Tupaia*). Le rapport de ces deux moyennes est de : 1,47.

Le calcul du rapport des moyennes nucléaires spécifiques les plus fortes aux plus faibles pour chaque entité nucléaire, donne les résultats suivants :

— Epithalamus :	1,64	1,64				
— Thalamus, gp antérieur :	1,99	1,77	1,97			
gp médial :	1,86	1,68	1,63	1,42	1,63	
gp dorsal :	1,68	1,61	1,67	1,96		
gp ventral :	1,88	1,78	2,10	1,63	1,65	1,48
gp médian :	1,74	1,47	1,81	1,87	1,70	1,97
gp postérieur :	1,70	1,75				
— Subthalamus :	2,00	2,39	2,01	1,76	1,61	
— Hypothalamus :	1,96	2,32	1,76			
— Hypothalamus :	1,86	1,76	1,44	1,69	1,39	1,48
	1,45	1,57	1,50	1,48	1,88	2,17

La moyenne de ces rapports est de 1,75 environ. Si donc on ne peut rien conclure de différences des moyennes nucléaires inférieures à 0,4-0,7 μ , la variabilité est néanmoins souvent assez grande d'une espèce Insectivore à l'autre pour que ces moyennes restent significatives.

MESURE DES DENSITÉS CELLULAIRES

Le photogramme qui a permis de mesurer la taille cellulaire moyenne d'un noyau sert également à apprécier la densité cellulaire ; il suffit de compter combien de cellules, dans les conditions définies plus haut, sont contenues dans la surface de ce photogramme, et d'en déduire le nombre de cellules au mm². On obtient ainsi une densité cellulaire « quadratique », que l'on

peut comparer d'une espèce à l'autre, ou d'un noyau à l'autre. On peut également déduire de cette densité quadratique (compte tenu du fait que seules sont comptées les cellules situées dans le plan de mise au point de l'objectif microscopique), une densité « cubique ». Cette dernière n'a pas grand intérêt en soi, puisqu'elle est déduite par calcul de la densité quadratique, mais elle peut être utilisée ensuite pour chercher à évaluer, grossièrement, le nombre des cellules constituant les noyaux. Si l'idée la plus simple, pour comparer le niveau fonctionnel d'un noyau d'une espèce à l'autre est de mesurer son volume, cela suppose en effet que ce noyau a, d'une espèce à l'autre, une densité cellulaire voisine ; si cette condition n'est pas remplie, il est préférable alors de comparer le nombre total de cellules, et la méthode indiquée permet de s'en faire une idée approchée.

Reprenant les valeurs données dans les tableaux n^{os} 2, 3 et 4, on peut déterminer la variabilité de la densité cellulaire due au choix du photogramme :

— Noyau médial. *Chlorotalpa*.

Densité moyenne des photogrammes : 20,6. Ecart-Type : 1,5.

— Noyau antérodorsal. *Elephantulus*.

Densité moyenne des photogrammes : 27,5. Ecart-Type : 8,0.

— Noyau géniculé médial. *Potamogale*.

Densité moyenne des photogrammes : 20,2. Ecart-Type : 1,5.

La densité cellulaire par mm² correspondante est de :

— N. médial (Ct) : 550.

— N. antérodorsal (El) : 1085.

— N. géniculé médial (Po) : 710.

Comparons ces résultats, comme précédemment pour la taille cellulaire, aux variations possibles d'un noyau à l'autre et d'une espèce à l'autre.

a) Variation de la densité cellulaire à l'intérieur du diencephale (Tableau n^o 7).

La variation de la densité cellulaire d'un noyau, due au choix du photogramme, est de 29 % dans le cas le plus défavorable (N. antérodorsal chez *Elephantulus*) ; pour l'ensemble des noyaux diencephaliques, cette variation est de 1.200 % environ. La densité calculée, malgré son imprécision apparente, est donc tout à fait significative. En fait, cette variation de la densité cellulaire due

au choix du photogramme peut être estimée, pour l'ensemble des noyaux, à environ 20 %. Si l'on prend comme exemple *Talpa*, les densités extrêmes sont de $9,7 \times 10^3$ et $0,5 \times 10^3$; la densité moyenne pour l'ensemble des 50 noyaux du diencéphale est de $2,3 \times 10^3$. La variation due au choix du photogramme est donc de $2,3 \times 10^3 \times 0,20$, soit $0,5 \times 10^3$, c'est-à-dire égale aux densités les plus faibles. Mis à part donc les noyaux paucicellulaires du thalamus dorsal, on peut dire que chez la Taupe, des différences de densité inférieures à $0,5 \times 10^3$ ne sont pas significatives. Pour l'espèce la plus petite (*S. minutus*), la densité moyenne du diencéphale est de $5,3 \times 10^3$ environ, et les différences inférieures à 10^3 ne sont pas significatives. (Dans cette dernière espèce, la densité des noyaux paucicellulaires est de 2 à 3×10^3 , donc plus forte.) Pour l'espèce la plus grande (*Erinaceus*), la densité moyenne est de 10^3 environ, et les différences de densité inférieures à $0,2 \times 10^3$ ne sont pas significatives. Cette discussion montre en outre qu'il est inutile de donner pour les densités cellulaires plus de deux chiffres significatifs.

b) *Variation de la densité cellulaire au sein des Insectivores.*

Reprenons les mêmes exemples que ceux qui ont été donnés pour la taille cellulaire (Tableau n° 8).

La densité cellulaire du N. habénulaire médial (Hm) varie de 17×10^3 (*S. minutus*) à $2,5 \times 10^3$ (*Erinaceus*). Le rapport de ces deux densités est de : 6,8. La densité cellulaire du N. ventral caudal (Vc) varie de $2,5 \times 10^3$ (*S. minutus*) à $0,33 \times 10^3$ (*Chlorotalpa*). Le rapport de ces deux densités est de : 7,5. La densité cellulaire du N. ventromédial (VM) varie de $8,3 \times 10^3$ (*S. minutus*) à $1,3 \times 10^3$ (*Rhynchocyon*). Le rapport de ces deux densités est de : 6,4.

Le calcul du rapport des densités cellulaires les plus fortes aux plus faibles, pour chaque noyau diencéphalique, donne les résultats suivants :

— Epithalamus :	6,8	9,8							
— Thalamus, gp antérieur :	6,4	7,2	7,5						
gp médial :	13,6	11,4	8,3	7,5	7,6				
gp dorsal :	6,7	6,7	8,9	7,9					
gp ventral :	11,3	11,6	12,1	10,2	7,5	7,8			
gp médian :	8,3	6,4	7,2	8,6	8,4	5,6	10,3		
	7,5								
gp postérieur :	9,9	12,4	15,7	5,2	6,4				
— Subthalamus :	10,7	11,3	7,8						
— Hypothalamus :	6,0	10,4	7,2	7,4	6,4	5,9	4,3	3,5	
	4,2	5,9	6,1	8,7	8,4				

Tableau N° 7. Noyaux multi- et paucicellulaires.

Espèce	Densité cellulaire la plus forte	Densité cellulaire la plus faible	Rapport des densités
Sm	Hm 17,4x10 ³	Vm 1,8x10 ³	9,7
Sa	Hm 15,0 "	Vm 1,5 "	10,0
Cr	Hm 11,8 "	Vc 1,1 "	10,7
Co	Hm 13,2 "	Vim 1,4 "	9,4
Ne	Hm 12,8 "	Vim 1,1 "	11,6
Ct	Hm 8,1 "	Vc 0,3 "	27,0
Cc	Hm 5,7 "	Vc 0,4 "	14,2
Gm	Sch 5,9 "	Vc 0,6 "	9,8
El	Sch 6,2 "	Vim 0,5 "	12,4
Ta	Hm 9,7 "	Do 0,5 "	19,4
Gg	Hm 6,2 "	Vo 0,6 "	10,3
Tu	pp 6,4 "	Vim 0,5 "	12,8
Se	DM 6,6 "	GLd 0,5 "	13,2
Rh	Sch 4,5 "	GM 0,3 "	15,0
Po	pp 3,6 "	Vo 0,25 "	14,4
Te	Hm 4,2 "	M 0,35 "	12,0
Er	pp 4,1 "	M 0,2 "	20,5

Tableau N° 8. Variations de la densité cellulaire.

Espèce	Densité cellulaire		
	Hm	Vc	VM
Sm	17 x10 ³	2,5 x10 ³	8,3 x10 ³
Sa	15 "	2,1 "	6,3 "
Cr	12 "	1,1 "	3,7 "
Co	13 "	2,1 "	6,3 "
Ne	13 "	1,6 "	4,5 "
Ct	8,0 "	0,33 "	3,2 "
Cc	5,7 "	0,45 "	3,0 "
Gm	4,9 "	0,56 "	3,3 "
El	5,3 "	0,86 "	2,7 "
Ta	9,7 "	1,0 "	3,9 "
Gg	6,2 "	0,85 "	2,6 "
Tu	4,4 "	0,63 "	3,8 "
Se	5,5 "	0,63 "	2,7 "
Rh	3,5 "	0,52 "	1,3 "
Po	2,6 "	0,49 "	1,9 "
Te	4,2 "	0,49 "	1,8 "
Er	2,5 "	0,34 "	1,5 "

Tableau N° 9. Diencéphale.

	Soricidae terrestres	Insectiv. terrestres	Ensemble des Insectivores
Ecart-type	0,1632	0,5089	0,5021
Coeff. corrélation	0,9639	0,9751	0,9065
Constante d'équilibre	0,562	0,624	0,690

Indices de relation "Volume diencéphalique / Ps": 2)

Te: 68	Sm: 75	Co: 76	Sa: 89	Cr: 94	Ne: 111	Se: 115
Er: 129	Ct: 136	Cc: 145	Ta: 155	Po: 167	El: 192	Gm: 238
Rh: 268	Tu: 334	Gg: 396				

Nombre total de cellules (10⁻³):

Sm: 607	Cr: 639	Ct: 708	Sa: 743	Te: 839	Ne: 844
Cc: 1024	Se: 1037	Co: 1075	Ta: 1080	Er: 1224	Gm: 1355
El: 1446	Po: 1515	Rh: 2061	Tu: 2905	Gg: 3170	

La moyenne de ces rapports est de 8,3 environ. On a vu qu'on connaît les densités cellulaires à 20 % près (par suite du choix du photogramme), mais ces densités varient elles-mêmes de 700 % à l'intérieur des Insectivores. La comparaison des densités cellulaires, pour chaque noyau, d'une espèce à l'autre, est donc justifiée.

MESURE DES VOLUMES NUCLÉAIRES ⁽³⁾

Sur les photogrammes qui ont servi à dresser l'atlas architectonique de chaque espèce (ou, pour les noyaux qui sont l'objet d'une analyse fonctionnelle, sur d'autres photogrammes spéciaux), on mesure au planimètre à disque la surface de chacune des coupes et des divers noyaux qu'elle contient. Le produit de la somme des surfaces, calculées en μ^2 , par la distance en μ séparant deux photogrammes successifs, donne en μ^3 le volume reconstitué de chaque noyau. Il est difficile de calculer l'erreur ainsi commise, mais on peut chercher à en évaluer les principales causes.

a) *Erreurs dues au planimètre.* L'opérateur fait au moins deux lectures (cela, surtout pour éviter les erreurs grossières de lecture du vernier). Si l'on mesure la même surface dix fois de suite, la variation maximum autour de la moyenne atteint 2 %.

b) *Erreurs dues à la méthode de calcul du volume.* Si l'on reconstitue de la même manière le volume d'une sphère dont on connaît le volume exact, on obtient les résultats suivants :

— calcul avec 4 plans :	erreur :	2,3 %
— calcul avec 8 plans :	»	0,5 %
— calcul avec 9 plans :	»	0,3 %
— calcul avec 10 plans :	»	0,3 %

Les noyaux étudiés ne sont pas des sphères, mais leurs formes sont généralement ovoïdes, et si les plans de mesure sont perpendiculaires au grand axe de ces ovoïdes, l'erreur ne doit guère excéder celle qui a été calculée. Il n'y a que pour les noyaux aux formes bizarres que l'évaluation du volume pose des problèmes plus difficiles.

c) *Erreurs dues à l'épaisseur du trait limitant l'aire mesurée.* Pour une surface de πR^2 , l'erreur maximum qu'on peut faire est

(3) Une méthode analogue a été utilisée par von Bonin et Shariff (1951).

de πRe , e étant l'épaisseur du trait limitant. L'erreur relative est e/R . Si l'on veut que cette erreur soit inférieure à 2 %, il faut donc, pour un trait limitant de 0,5 mm, que la surface à mesurer ait un rayon minimum de 25 mm.

Nous voyons donc que les causes d'erreur citées ci-dessus sont toutes de l'ordre de 2 % maximum, si l'on prend les précautions suivantes :

— chaque noyau mesuré figure par quatre niveaux au moins. (En fait, j'ai toujours cherché à faire figurer chaque noyau ou groupe nucléaire mesuré sur six à huit niveaux) ;

— les surfaces nucléaires mesurées ont un diamètre minimum de 50 mm.

Au total, on peut ainsi estimer la somme des erreurs possibles à 5 %. Ce calcul ne tient toutefois compte, ni des variations individuelles de chaque volume nucléaire, ni surtout de la précision avec laquelle ont été définies les limites architectoniques. Si l'on peut fixer à une cellule près les limites de certains noyaux — les noyaux habénulaires par exemple — dans d'autres cas, la limite adoptée est plus arbitraire, et la seule justification aux calculs ainsi faits est que le même arbitraire a présidé à la limitation nucléaire chez les 17 espèces étudiées.

Ces considérations montrent également qu'il est inutile de rechercher pour le calcul du volume nucléaire une formule plus complexe que celle qui a été adoptée : il est inutile en effet de chercher une précision supérieure à 2 % dans des calculs faits sur des données immédiates qu'on connaît certainement avec plus de 2 % d'imprécision.

De ce volume calculé par reconstitution, il importe de déduire le volume réel. Des mesures directes montrent que l'encéphale a une densité de 1,06 en moyenne. On peut donc déduire du poids encéphalique le volume réel. Si l'on mesure au planimètre le même encéphale coupé, collé et coloré, on trouve un volume reconstitué beaucoup plus petit, et le rapport de ces deux nombres est toujours très voisin de 1,8. J'ai utilisé ce facteur correcteur de 1,8 pour donner des noyaux mesurés leur volume exact. La comparaison de ces volumes avec ceux qu'on peut trouver dans la littérature est ainsi plus facile.

CALCUL DU NOMBRE TOTAL DE CELLULES D'UN NOYAU

Etudier les corrélations liant les divers volumes nucléaires au poids somatique n'a de valeur que dans la mesure où ces noyaux ont, d'une espèce à l'autre, des densités voisines. Or, nous avons vu que cette condition n'est pas réalisée ; plus l'espèce est petite, plus les densités cellulaires sont fortes. Il est donc indispensable de chercher à estimer le nombre de cellules que contient chaque noyau, et de comparer ensuite ces nombres d'une espèce à l'autre.

Je n'ai pas fait de dénombrement de cellules ; la méthode utilisée pour estimer ce nombre total de cellules consiste à faire le produit de la densité cubique du noyau considéré (densité déduite de la densité quadratique mesurée), corrigée, c'est-à-dire rapportée au volume de l'encéphale frais, par le volume nucléaire mesuré ⁽⁴⁾. On peut estimer connaître ce nombre total de cellules à 30 % près. Mais cette imprécision n'est pas extraordinaire ; dans des études faites par dénombrement direct des cellules, on arrive à des variations qui sont au moins du même ordre.

MÉTHODE D'ÉTUDE DES CORRÉLATIONS

De même que le poids encéphalique n'est pas une fonction linéaire du poids somatique, mais une fonction exponentielle, de même se révèlent être une fonction exponentielle du poids somatique les volumes nucléaires, les surfaces des commissures, les tailles des cellules constitutantes, et même les densités cellulaires ou les nombres totaux de cellules de chaque noyau. C'est donc en coordonnées logarithmiques que ces fonctions sont directement étudiables, puisqu'elles se traduisent alors par des droites. Une méthode mathématique classique permet de calculer directement la pente et l'ordonnée à l'origine de ces droites à partir des coordonnées de chaque point. L'utilisation des 17 points fournis par les espèces étudiées permet de trouver cette droite avec une grande précision. On trouvera une discussion de la méthode mathématique utilisée dans le livre de Lamotte (1957). Il est évident que cette méthode, en se référant à une valeur constante de l'es-

(4) Cette méthode de calcul indirect a déjà été utilisée, telle quelle, par exemple par Allison et Warwick (1949).

pèce, le poids somatique, est de loin préférable à celle des valeurs relatives, qu'ont utilisée par exemple Harman et Carpenter (1950) sur les volumes du striatum chez les Primates. On effectue les opérations suivantes :

a) *Choix des poids somatiques.*

Ce choix a été effectué à partir du maximum de données fournies par des animaux adultes, soit pesés directement, soit résultant de lectures bibliographiques. Dans le cas de dimorphisme sexuel, on fait à part la moyenne des mâles et des femelles, et on en déduit le poids moyen général. Pour quelques espèces toutefois, je n'ai pu avoir qu'un très petit nombre d'individus, et le poids somatique est sujet à caution. Les poids somatiques varient de 5 g (*S. minutus*) à près de 1.000 g (*Erinaceus*). Cette grande amplitude des abscisses explique que les coefficients de corrélation obtenus soient dans l'ensemble relativement élevés.

b) *Calcul des coefficients de corrélation et des constantes d'équilibre.*

Des poids somatiques ainsi définis, et des volumes en mm³ après correction, on prend la valeur logarithmique. Il y a intérêt, pour la simplification des calculs, à n'utiliser que des valeurs positives, en modifiant au besoin l'unité employée. On calcule alors la moyenne des abscisses et des ordonnées (ce qui donne le centre de gravité de la distribution), puis l'écart-type, par les formules :

$$\bar{x} = S x / n \qquad \bar{y} = S y / n$$

$$e_x = \sqrt{S x^2 / n - \bar{x}^2} \qquad e_y = \sqrt{S y^2 / n - \bar{y}^2}$$

On calcule ensuite la covariance : $p = S x.y / n - \bar{x}.\bar{y}$ et le coefficient de corrélation : $r = p / e_x.e_y$.

La constante d'équilibre, ou pente de la droite de régression, est toujours calculée par rapport à l'axe des abscisses, soit :

$$a = r. e_y / e_x.$$

On calcule alors les indices origine ⁽⁵⁾, déduits de la formule :

$$b = y - ax \text{ } ^{(6)}$$

et, de chaque valeur logarithmique, on revient à la valeur réelle.

⁽⁵⁾ Ordonnées à l'origine, cf. Huxley et Teissier, 1936.

⁽⁶⁾ L'indice origine de chaque point figuratif est obtenue en traçant la droite parallèle à la droite de régression passant par ce point.

Cette valeur réelle traduit donc, pour chaque espèce d'Insectivore, la quantité atteinte pour la structure étudiée quand $x = 0$, c'est-à-dire quand le poids somatique est de 1 g. On a donc ainsi ramené toutes les espèces d'Insectivores à un poids somatique théorique de 1 g, et on peut comparer directement les volumes nucléaires entre ces espèces. De plus, pour pouvoir comparer entre elles les valeurs calculées pour chaque noyau, j'ai cherché le pourcentage de cette valeur b' ($b = \log. b'$) par rapport à la moyenne des b' des huit espèces d'Insectivores purement terrestres, sans adaptations spéciales. En donnant à cette valeur $T = S b' / 8$ la valeur 100, le calcul de l'indice b' / T de chaque espèce permet alors de comparer aussi bien les diverses espèces pour un noyau donné, que les diverses structures architectoniques pour chaque espèce. J'appelle cette valeur b' / T l'« indice de relation ».

Ces indices de relation permettent de classer les espèces, en utilisant par exemple l'ordre croissant. On peut comparer entre eux deux classements. Si l'on étudie par exemple la surface de la commissure moyenne dans le plan sagittal médian (Bauchot et Stephan, 1961), et que l'on compare le classement obtenu au classement de la relation poids encéphalique / poids somatique, on obtient :

— Relation poids encéphalique / poids somatique :

Te	Sm	Er	Cr	Sa	Co	Se	Ne	Cc	Ta	Po	Ct
El	Gm	Rh	Tu	Gg							

— Relation surface de la commissure moyenne / poids somatique :

Te	Er	Cc	Sm	Ne	Sa	Se	Po	Cr	Co	Ct	El
Gm	Ta	Tu	Gg	Rh							

Les deux classements ont entre eux une certaine similitude, et les différences de place de certaines espèces peuvent être discutées en fonction de considérations anatomiques, biologiques ou évolutives.

On peut enfin tirer profit de la comparaison des indices de relation eux-mêmes. Puisque l'Insectivore terrestre typique a, dans les deux classements, le même indice 100, on peut comparer, pour chaque espèce, la valeur de l'indice pour des relations diverses. Dans l'exemple pris ci-dessus, et pour l'espèce *Galemys* par exemple, on trouve les indices suivants :

Pe / Ps : 226 Cm / Ps : 175

La surface de la commissure moyenne croît donc moins vite, chez les espèces évoluées, que le poids encéphalique.

c) *Le classement « évolutif » des Insectivores.*

Des caractères utilisés dans la systématique des Insectivores, aucun n'appartient pratiquement à l'encéphale. Or, il est clair, surtout dans une lignée évolutive qui conduit vers les Primates, que les structures encéphaliques doivent être d'un grand intérêt pour différencier ces animaux. Il semble donc nécessaire d'étudier l'apport encéphalique dans l'analyse des processus évolutifs de cet ordre de Mammifères. Pour cela, le plus simple consiste à étudier l'importance du poids encéphalique d'une espèce à l'autre, à poids somatique constant. On trouvera dans Anthony (1951) une bonne mise au point des diverses méthodes d'appréciation du degré évolutif des Mammifères. La méthode recommandée par cet auteur (indice calloso-bulbaire) n'est pas applicable au matériel que j'avais à ma disposition et ne se montre pas meilleure, à mon avis, que celle, classique, de Dubois (1897). En 1953, Malthaner a proposé un autre indice :

$$K = Pe^2 / Ps$$

sans s'apercevoir qu'il correspond à la formule de Dubois :

$$Pe = b. Ps^a$$

dans le cas particulier où $a = 0,50$.

Pour chaque espèce, on utilise poids somatique et poids encéphalique moyens à partir du maximum de données concernant des individus adultes ⁽⁷⁾. Puis on répartit les espèces en trois groupes dont on comparera les résultats :

— groupe A : l'ensemble des 17 espèces d'Insectivores et Lémuriens étudiés ;

— groupe B : l'ensemble des 8 espèces d'Insectivores terrestres typiques, à savoir : Te Se Er Sm Sa Cr Co Ta ;

— groupe C : l'ensemble des 4 espèces de Soricidae terrestres : Sm Sa Cr Co.

(7) Quelques auteurs, surtout polonais (Cf. Bielak et Pucek, 1960), ont étudié en grand détail les variations crâniennes qui surviennent l'hiver chez les *Sorex*, et les modifications du poids encéphalique concomitantes. D'après ces auteurs, le poids encéphalique de *S. araneus* varie de 0,22 g (juin) à 0,15 g (mars) la première année (formes juvéniles), puis de 0,18 g (juin) à 0,15 g (novembre) chez l'adulte. Le poids encéphalique que j'ai retenu (0,19 g) correspond à des individus capturés surtout l'été. Le dimorphisme sexuel est faible, et atteint au maximum 0,018 g en faveur des mâles.

Les valeurs moyennes des abscisses et les écarts-type des poids somatiques sont les suivants :

- Lot A : $x = 1,870$ $e = 0,6599$
- Lot B : $x = 1,777$ $e = 0,7954$
- Lot C : $x = 1,071$ $e = 0,2798$

La comparaison des coefficients de corrélation r et des constantes d'équilibre a fourni les résultats les plus importants. Si les coefficients de corrélation sont aussi élevés dans les trois lots, on peut en déduire que l'organe considéré n'a aucune valeur évolutive et reste constant dans la lignée des Insectivores. En fait, les coefficients de corrélation sont différents ; on doit s'attendre à ce qu'ils soient meilleurs dans les lots B ou C que dans le lot A, car les premiers sont plus homogènes ; par ailleurs, étant donné que les lots A et B vont l'un comme l'autre de *S. minutus* à *Eri-naceus*, et ont donc une amplitude d'abscisses égale, c'est surtout la comparaison des lots A et B qui sera intéressante. La comparaison des constantes d'équilibre fournit également sujet à discussion. La pente fournie par le lot A sera certainement artificielle, sauf dans le cas où la structure étudiée ne serait pas évolutive. C'est donc ici la comparaison des lots B et C qui est la plus significative. Au total, il faudra conclure chaque étude par le choix d'une constante d'équilibre de base, qui servira pour l'ensemble des 17 espèces.

Le Tableau n° 98 fournit les valeurs numériques nécessaires à l'étude de la corrélation Poids encéphalique / Poids somatique. Les résultats de cette étude sont les suivants :

	Lot A	Lot B	Lot C
Coeff. corrélation	0,9196	0,9909	0,9964
Constante d'équilibre	0,708	0,654	0,813

Bien que le groupe des Soricidae terrestres ait le coefficient de corrélation le plus élevé, la constante d'équilibre correspondante est aberrante (l'amplitude des abscisses est trop faible), et je prends comme constante de base celle du lot B, soit $a = 0,65$.

Le calcul des indices de relation donne des 17 espèces le classement suivant :

Te : 78,1	Sm : 78,8	Er : 92,8	Cr : 93,2	Sa : 97,4
Co : 107,7	Se : 110,3	Ne : 127,7	Cc : 129,8	Ta : 141,7
Po : 144,1	Ct : 159,4	El : 222,1	Gm : 226,3	Rh : 249,2
Tu : 270,6	Gg : 436,1			

Ce classement se comprend de la façon suivante : ayant ramené artificiellement toutes les espèces étudiées à un poids somatique égal (1 g), on compare toutes les espèces à l'Insectivore terrestre-type, auquel on attribue l'indice 100. De la lecture du classement donné, on déduit immédiatement, par exemple, que *Galago a.*, à poids somatique égal, un encéphale 4,36 fois plus volumineux que celui de l'Insectivore typique (voisin en l'occurrence de *S. araneus*).

Avant de discuter ce classement dans le détail, insistons sur le fait qu'on n'a pas choisi un caractère « évolutif pur », comme le serait par exemple le développement de l'isocortex, mais un caractère complexe, le poids encéphalique, somme de nombreux caractères qui peuvent évoluer dans des directions diverses. Ce classement fournit donc uniquement la succession des espèces étudiées quant au poids de l'encéphale. Les espèces citées en premier ont, à *poids somatique égal*, l'encéphale le plus petit ; les espèces citées en dernier, l'encéphale le plus grand. On peut remarquer que les premières sont considérées comme primitives et les secondes comme évoluées. Mais, de l'ordre exact des espèces, on ne peut a priori tirer aucune conclusion valable quant au degré évolutif atteint par chacune d'elles.

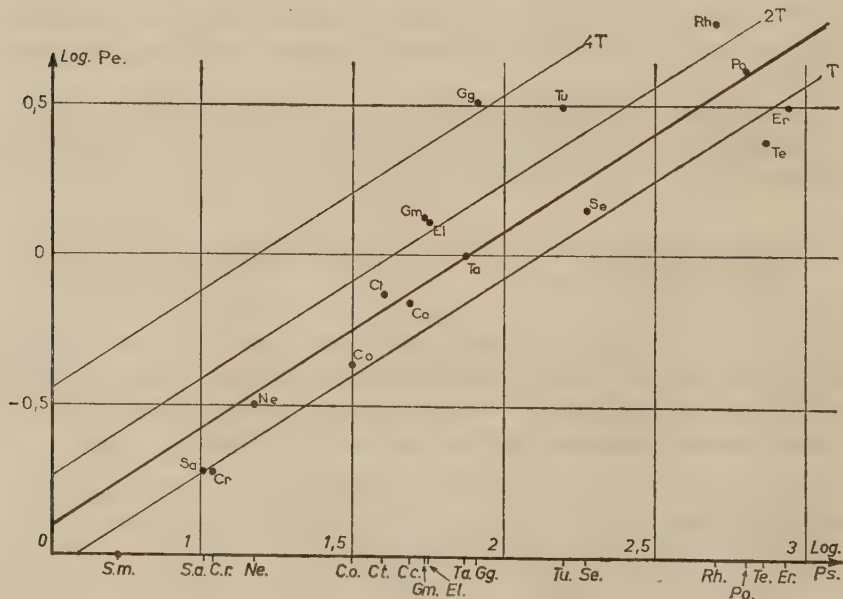


Fig. 1. — Relation « Poids encéphalique / Poids somatique ». Coordonnées logarithmiques.

La Fig. n° 1 donne la représentation graphique de la relation Pe / Ps . Outre la droite de régression y sont figurées des droites parallèles qui indiquent le niveau T (Insectivore terrestre typique) et les niveaux 2T et 4T, c'est-à-dire deux et quatre fois la valeur de référence de l'Insectivore terrestre typique.

Une première remarque concerne l'emplacement des Macroscelididae et des Tupaiidae : ils se situent nettement « entre » les Euinsectivores et les Lémuriens représentés par *Galago* ; seule exception sur laquelle je reviendrai : *Galemys*. Remarquons aussi que, dans ce classement, *Tupaia* reste plus proche des Macroscelididae que des Lémuriens.

Les Chrysochloridae, représentés par deux genres différents, sont plus céphalisés que la moyenne des Insectivores terrestres ; ils sont plus céphalisés que les Tenrecidae et Erinaceidae, familles généralement tenues pour primitives, mais aussi que les cinq espèces de Soricidae étudiées. Il en résulte qu'en ce qui concerne le degré de « céphalisation » (et non d'évolution, l'encéphale n'étant qu'un des caractères utilisables pour juger du degré d'évolution d'une espèce), les Taupes dorées ne peuvent être tenues pour un groupe taxonomique très primitif parmi les Insectivores, mais pour un groupe aberrant et isolé par ses spécialisations.

Parmi les Euinsectivores, on trouve, outre la sériation Tenrecidae — Erinaceidae — Soricidae — Talpidae, des positions aberrantes occupées par certaines espèces qui ont en commun d'être adaptées à la vie semi-aquatique ; ces espèces sont :

- *Potamogale* (Indice de relation : 144,1 ; comparé aux espèces terrestres taxonomiquement voisines : *Tenrec* : 78,1 ; *Setifer* : 110,3).
- *Neomys* (127,7 ; comparé de même à *S. minutus* : 78,8 et à *S. araneus* : 97,4).
- *Galemys* (226,3 ; comparé à *Talpa* : 141,7).

Cette rencontre n'est pas une coïncidence. On sait en effet que dans les autres ordres de Mammifères les espèces retournées secondairement à la vie aquatique montrent généralement un fort degré de céphalisation : citons par exemple les Pinnipèdes ou les Cétacés Odontocètes. On peut donc admettre comme hypothèse valable que, chez les Insectivores, toutes les espèces adaptées à la vie semi-aquatique ont un encéphale relativement plus grand que celui des espèces terrestres taxonomiquement voisines ; il serait parti-

culièrement intéressant, pour vérifier cette hypothèse, de pouvoir étudier l'encéphale de *Limnogale*, autre Tenrecidae adapté à la vie semi-aquatique (Malgache), et de *Micropotamogale*, récemment découvert (Africain).

On peut remarquer de plus, en comparant des espèces voisines ou des genres voisins de la même famille, des différences dans le degré de céphalisation, par exemple :

- *S. minutus* : 78,8 et *S. araneus* : 97,4.
- *C. russula* : 93,2 et *C. occidentalis* : 107,7.
- *Elephantulus* : 222,1 et *Rhynchocyon* : 249,2.

Dans ces trois exemples, c'est toujours l'espèce de poids somatique le plus élevé qui est la plus céphalisée ; il semble donc que l'on puisse tenir l'augmentation de taille somatique pour un fait d'évolution, entraînant une augmentation du degré de céphalisation. Deux faits ne concordent pas avec ce schéma :

— Les Chrysochloridae. *Chlorotalpa*, plus petit que *Chrysochloris*, a un encéphale plus grand ; mais, comme je n'ai à ma disposition qu'un seul individu de la seconde espèce, la sécurité de cette conclusion reste incertaine.

— Les Tenrecinae. *Setifer*, plus petit que *Tenrec*, est plus céphalisé. Les valeurs sont ici des moyennes obtenues à partir de plusieurs individus, et il semble donc bien certain qu'il existe une différence réelle dans le degré de céphalisation de ces deux genres de Tenrecinae. Mais on doit remarquer que la famille des Tenrecidae, Insectivores pratiquement confinés à l'île de Madagascar, est assez diversifiée (Tenrecinae à allures de Hérissons ; Oryzomystinae à allures de Musaraignes ou de Taupes, dont une espèce semi-aquatique : *Limnogale* ; Potamogalinae enfin, qu'il est préférable d'isoler des deux autres tribus pour son habitat extramalgache). Il y aurait donc grand intérêt à étudier l'évolution des structures cérébrales dans cette famille, dont je n'ai malheureusement pu avoir, jusqu'ici, que les représentants les plus communs.

Ainsi, le matériel Insectivores qui servira de base à l'étude comparée des structures cérébrales comporte :

— deux représentants des Menotyphla (*Elephantulus* et *Rhynchocyon*), et *Tupaia*, espèce proche de ces derniers, mais faisant le passage avec les Lémuriens, dont *Galago* a été pris comme type ;

— deux représentants des Chrysochloroidea, groupe spécialisé non primitif : *Chlorotalpa* et *Chrysochloris* ;

— onze représentants des Euinsectivores, dont trois espèces semi-aquatiques : *Potamogale*, *Galemys* et *Neomys*, et huit espèces exclusivement terrestres, réparties comme suit : deux Tenrecinae (*Tenrec*, *Setifer*), un Erinaceidae (*Erinaceus*), quatre Soricidae (*S. minutus* et *S. araneus* ; *C. russula* et *C. occidentalis*) ; un Talpidae (*Talpa*).

En dehors des Solenodontidae, toutes les familles sont représentées ; Tenrecidae mis à part (chez lesquels la diversité des genres doit être grande), il est probable que les autres familles sont assez homogènes pour que les espèces étudiées en soient représentatives. Ce matériel permet donc de tirer des conclusions significatives sur les Insectivores considérés dans leur ensemble.

PREMIERE PARTIE

ETUDE DESCRIPTIVE

I. — LE DIENCEPHALE DE SOREX ARANEUS

Il est nécessaire de donner tout d'abord une description-type du diencéphale des Insectivores, à partir de laquelle on recherchera les variations possibles à l'intérieur de l'Ordre. Les Insectivores forment un groupe de Mammifères à la fois primitifs (groupe de base à partir duquel se sont diversifiés les autres ordres de Mammifères), et spécialisés (comprenant des animaux adaptés à divers modes de vie, vie fouisseuse des Taupes, semi-aquatique des Potamogales, des Crossopes et des Desmans, semi-arboricole des *Tupaia*). L'espèce que je prendrai pour type doit être aussi peu spécialisée que possible, pour pouvoir servir de terme de comparaison aux espèces des autres Familles. J'ai décrit, en 1959, le diencéphale de *Talpa europaea*, dont Ganser avait donné, en 1882, une étude d'ensemble. La Taupe a l'avantage de représenter, dans l'ensemble des Insectivores, un stade « moyen », en particulier en ce qui concerne la relation quantitative Poids encéphalique / Poids somatique. Le poids somatique moyen de l'ensemble des Insectivores est en effet voisin de celui de *Talpa*, et les poids encéphaliques moyens diffèrent très peu. Néanmoins, la Taupe est un animal déjà spécialisé, en particulier dans la vision et les centres encéphaliques correspondants. C'est pourquoi il est préférable de prendre comme type un animal sans spécialisation particulière, la Musaraigne (*Sorex araneus*), dont le seul inconvénient est d'être de petite taille.

A) MATERIEL ETUDIE

Il comporte cinq encéphales coupés et colorés par les méthodes de Nissl (violet de crésyl) et de Heidenhain-Woelcke :

N°	Sexe	Poids		Epaisseur des coupes	Orientation des coupes
		somatique	encéphalique		
461	♂	6,5	0,19	20 μ	Transv.
463	♂	6,0	0,16	20 μ	Transv.
947	♀	8,7	0,22	10 μ	Transv.
966	♂	10,0	0,20	10 μ	Sagit.
967	♂	10,6	0,19	10 μ	Horiz.

Seuls les trois derniers encéphales, correspondant à des adultes de poids normal, font l'objet de descriptions et de mesures. J'ai vérifié, sur les encéphales n° 461 et 463, la constance des caractères observés sur les trois autres. Les encéphales n°s 947, 966 et 967 ont été coupés selon trois plans perpendiculaires les uns aux autres, ce qui aide beaucoup à la compréhension des formes et des distributions spatiales.

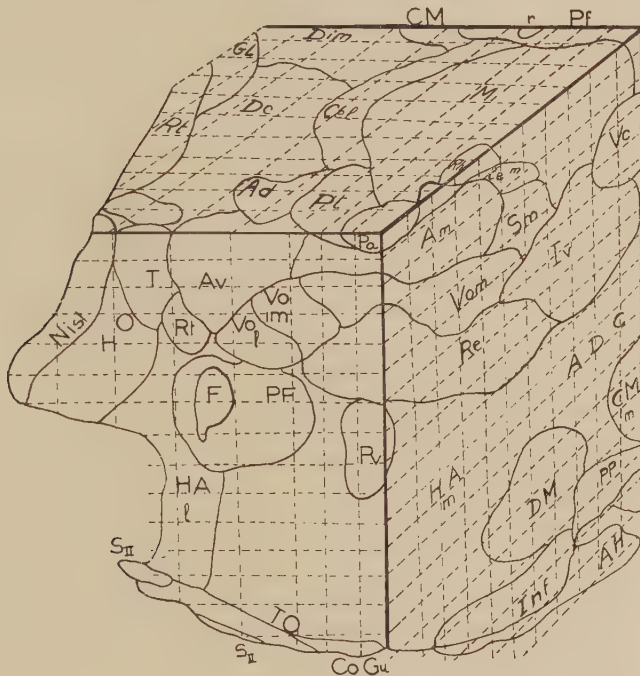


Fig. 2. — Bloc-diagramme montrant le principe des recoupements à partir des trois séries transversale, sagittale et horizontale. *Sorex araneus*.

Chaque série comporte des coupes colorées au violet de cré-syl espacées régulièrement (sauf dans la série sagittale, où les coupes colorées sont plus nombreuses près du plan sagittal médian que latéralement), auxquelles on adjoint la coupe immédiatement voisine colorée pour la mise en évidence des fibres myélinisées. Chaque coupe colorée par l'une ou l'autre méthode est photographiée, puis tirée en photogramme agrandi 70 fois. On reporte sur ces photogrammes, outre les limites architectoniques des divers

noyaux, les plans de section des deux autres séries coupées perpendiculairement. On peut ainsi localiser rapidement toute structure visible sur une série dans les deux autres. La Fig. n° 2 permet de comprendre immédiatement le principe de ces recouvrements.

La série transversale est numérotée d'avant en arrière (coupe la plus antérieure du diencephale : 214 ; la plus postérieure : 430) ; la série sagittale de gauche à droite (coupe médiane : 389 ; la plus latérale : 240) ; la série horizontale de la paroi dorsale à la paroi ventrale (coupe la plus dorsale du diencephale : 140 ; la plus ventrale : 380).

B) PLAN D'ETUDE DU DIENCEPHALE

Les principales masses nucléaires diencephaliques sont représentées sur les illustrations par les abréviations suivantes :

AD	= Area hypothalamica dorsalis
ADC	= Area hypothalamica dorsocaudalis
Ad	= Nucleus anterodorsalis
AH	= Adenohypophysis
AL	= Area hypothalamica lateralis
Am	= Nucleus anteromedialis
Am r	= Nucleus anteromedialis reuniti
Ant	= Nuclei anteriores
Av	= Nucleus anteroventralis
Ce l	= Nucleus centralis lateralis
Ce m	= Nucleus centralis medianus
CM	= Nucleus centrum medianum
CM l	= Nucleus mamillaris lateralis
CM m	= Nucleus mamillaris medialis
Dc	= Nucleus dorsalis caudalis
Dim	= Nucleus dorsalis intermedius
DM	= Nucleus dorsomedialis hypothalami
Do	= Nucleus dorsalis oralis
Dsf	= Nucleus dorsalis superficialis
E	= Epiphysis
eP	= Nucleus entopeduncularis
GL d	= Nucleus geniculatus lateralis dorsalis
GL v	= Nucleus geniculatus lateralis ventralis
GM	= Nucleus geniculatus medialis
Hab	= Habenula
HA l	= Area hypothalamica anterolateralis
HA m	= Area hypothalamica anteromedialis
H l	= Nucleus habenularis lateralis
H m	= Nucleus habenularis medialis

I	= Infundibulum
IH	= Adenohypophysis, pars intermedia
Inf	= Nucleus infundibularis
Int	= Nucleus paramamillaris (= intercalatus)
Iv	= Nucleus interventralis
Li	= Nucleus limitans
M	= Nucleus medialis
M r	= Nucleus medialis reuniens
NH	= Neurohypophysis
Nist	= Nucleus interstitialis striae terminalis
P	= Nucleus posterior
Pa	= Nucleus paraventricularis thalami
PCe	= Nucleus paracentralis
PF	= Nucleus perifornicalis
Pf	= Nucleus parafascicularis
Pf r	= Nucleus parafascicularis reuniens
pM	= Nucleus premamillaris
PO l	= Area preoptica lateralis
PO med	= Nucleus preopticus medianus
PO mes	= Nucleus preopticus medialis
PO v	= Nucleus preopticus periventricularis
pP	= Nucleus peripeduncularis
pp	= Nucleus periventricularis posterior
PT	= Area pretectalis
Pt	= Nucleus parataenialis
Pt r	= Nucleus parataenialis reuniens
Pu	= Pulvinar
Pv	= Nucleus paraventricularis hypothalami
Pv acc	= Nucleus paraventricularis accessorius
Re	= Nucleus reuniens
Rh	= Nucleus intermedialis (= rhomboidalis)
Rt	= Nucleus reticularis
Sch	= Nucleus suprachiasmaticus
sG	= Nucleus suprageniculatus
SM	= Nucleus supramamillaris
Sm	= Nucleus submedius
Spf	= Nucleus subparafascicularis
Sth	= Nucleus subthalamicus
S II	= Nucleus supraopticus
Vc	= Nucleus ventralis caudalis
Vim	= Nucleus ventralis intermedius
VM	= Nucleus ventromedialis hypothalami
Vm	= Nucleus ventralis medialis
Vo	= Nucleus ventralis oralis
ZI	= Nucleus zonae incertae

En outre, les formations autres que nucléaires ou diencephaliques, ou celles qui illustrent les plans sagittaux, sont signalées sur les photogrammes par les abréviations suivantes :

A ou Aq	= Aquaeductus mesencephali
Amyg	= Amygdala
BO	= Bulbus olfactorius

CA	= Cornu Ammonis
Cc	= Corpus callosum
CH	= Chiasma nervorum opticorum
CI	= Capsula interna
CM ou	
CMam	= Corpus mamillare
Co c	= Commissura caudalis
Co h	= Commissura habenularum
Co Ga	= Commissura Ganser
Co Gu	= Commissura Gudden
Co M	= Commissura Meynert
Co r	= Commissura rostralis
DB	= Bandelette diagonale de Broca
F ou Fx	= Fornix
ftm	= Fasciculus telencephalicus medialis
H ou	
Hyp	= Hypophysis
iP	= Ganglion interpedunculare mesencephali
mt	= Fasciculus mamillothalamicus Vieq d'Azyr
NiCor	= Nucleus interstitialis commissurae rostralis
NR	= Nucleus ruber
NTOH	= Nucleus tracti olfactohabenularis
N II	= Nervus opticus
N V	= Nervus trigeminus
P	= Pons
ppc	= Pes pedunculi cerebri
Ps	= Psalterium
r	= Fasciculus retroflexus Meynert
rm	= Recessus mamillaris ventriculi 3
rop	= Recessus opticus ventriculi 3
RO	= Radiatio optica
S	= Septum
Sf	= Corpus subfornicale
sgc	= Substantia grisea centralis mesencephali
sm	= Stria medullaris
SN	= Substantia nigra
st	= Stria terminalis
T	= Tectum opticum mesencephali
Tegm	= Tegmentum mesencephali
Th	= Thalamus (commissura media)
TO	= Tractus opticus
TOH	= Tractus olfactohabenularis
VL	= Ventriculus lateralis
V3	= Ventriculus 3
V4	= Ventriculus 4
1	= Fissura praeculminata
2	= Fissura prima
3	= Fissura secunda
4	= Fissura posterolateralis
I	= Lingula
II	= Lobulus centralis ventralis
III	= Lobulus centralis dorsalis
IV	= Lobulus ventralis culminis
V	= Lobulus dorsalis culminis

VI	= Declivum
VII	= Tuber vermis
VIII	= Pyramis
IX	= Uvula
X	= Nodus

Malgré son appartenance, qui n'est plus guère contestée maintenant, à la seconde vésicule embryologique (Spatz, 1925), je n'ai pas inclus le pallidum dans le diencéphale. Je pense préférable de continuer à le rattacher, d'un point de vue descriptif, au striatum. D'autre part, la simplicité structurale de la zone de transition entre diencéphale et mésencéphale chez les Insectivores, m'a conduit à ne retenir, dorsalement, qu'une aire prétectale et un noyau postérieur ; ventralement, je me suis limité aux formations situées en avant du faisceau rétroflexe, sans y inclure les champs de Forel.

Il est difficile d'identifier chez l'adulte l'équivalent des limites embryologiques des diverses vésicules encéphaliques et, à l'intérieur du diencéphale, il n'est pas toujours aisé non plus de retrouver les zones dorso-ventrales décrites par divers auteurs (Kuhlenbeck, 1948, 1949 et 1951). Chaque fois qu'une formation nucléaire de l'adulte semble appartenir partie à une zone, partie à une autre (comme le Nucleus reuniens, appartenant aux thalamus dorsal et ventral), je l'ai décrite en une seule fois.

Pour *Sorex araneus* comme pour toutes les autres espèces, l'ordre d'étude des masses nucléaires sera le suivant :

Epithalamus	Ganglion habenulae : Hm Hl
Thalamus dorsalis	Groupe antérieur : Ad Av Am Groupe médial : Pt M Pf Spf CM Groupe médian : Pa Rh Cem PCe Cel Re Iv Sm Groupe dorsal : Dsf Do Dim Dc Groupe ventral : Vo Vim Vc Vm Groupe postérieur : GLd GLv GM PT P
Thalamus ventralis	Rt ZI pP
Subthalamus	Sth eP
Hypothalamus	Régions pré- et supraoptiques : Pomed Pomes POv POL Sch Nist HAm HAL Région infundibulaire : SHI Pv Inf VM DM pp pM Région dorsolatérale : AD ADC AL PF Région mamillaire : Int SM CMl CMm

C) LE DIENCEPHALE DE *SOREX ARANEUS*

1°) EPITHALAMUS

Série 947 : coupes 262 à 382

Série 966 : coupes 389 à 338.

Série 967 : coupes 140 à 170

Fig. 38 à 40 ; 42 à 44 ; 46.

L'épithalamus est formé d'une masse nucléaire (le ganglion habenulae), qui reçoit des fibres afférentes via la strie médullaire, réalise une connexion bilatérale par la commissure habénulaire, et envoie des fibres efférentes vers le tegmentum mesencephali par le faisceau de Meynert (dit rétroflexe d'après son orientation chez l'homme). Les voies afférentes viennent de nombreux territoires, tous plus ou moins liés à la fonction olfactive : septum, amygdale, aires hypothalamiques, cortex prépiriforme ; il s'y joint peut-être des fibres issues de l'hippocampe (via le fornix). La commissure habénulaire semble être une décussation des fibres afférentes. Les fibres efférentes forment le faisceau rétroflexe qui transmet vers le mésencéphale des impulsions olfactives intégrées (par l'hippocampe ou par l'habénula elle-même).

Le ganglion de l'habénula est, par sa position, vraiment épithalamique. Il occupe, médialement, le toit du diencéphale, depuis la région antérieure au-dessus de la commissure rostrale, jusqu'en avant de la commissure caudale. Sa localisation est toujours aisée, à la fois grâce à la présence des fibres médullaires ou rétroflexes, et à l'existence, dans la lumière du troisième ventricule, d'un sillon limitant qui le sépare du groupe dorsal voisin. Ce sillon assez latéral en avant, se rapproche ensuite, lentement d'abord, plus rapidement dans la région caudale, du plan sagittal médian.

Les deux noyaux qui composent le ganglion de l'habénula sont faciles à caractériser et à délimiter des formations voisines. Leur aspect est si différent que Ganser, dans son étude sur la Taupe (1882) ne considère comme habénulaire que le noyau médial.

Chez *S. araneus*, le noyau habénulaire médial (Hm) apparaît à mi-chemin du sillon épithalamique limitant et du plan sagittal médian (Fig. 38 a). C'est une masse très dense de cellules petites et serrées, organisées en « nids » autour des paquets de fibres qui s'y terminent. Vers l'arrière, cette masse se rapproche du plan médian, recouvrant dorsalement le noyau paraventriculaire impair,

qui se trouve ainsi rapidement relégué au niveau d'une gouttière longitudinale médiane dont les parois, constituées par le noyau habénulaire médial, finissent même par se souder (Fig. 39 b). Ce pont habénulaire ne constitue pas une commissure, mais une simple coalescence. Le noyau habénulaire médial se termine sous la commissure habénulaire, postérieurement au noyau habénulaire latéral (Fig. 40 a).

En vue sagittale, le noyau habénulaire médial apparaît comme une masse triangulaire à pointe orale, qui trouve sa plus grande hauteur juste en avant de la commissure (Fig. 43). L'épiphyse prolonge cette masse vers l'arrière, au-dessus de la commissure caudale.

En vue horizontale, les bords latéraux des noyaux habénulaires médiaux sont à peu près parallèles au plan médian ; les bords médiaux ménagent entre eux un triangle à base antérieure occupé par le noyau paraventriculaire (Fig. 46 a).

Le noyau habénulaire latéral (Hl) apparaît au sein des fibres de la strie médullaire. Il est toujours contigu au noyau habénulaire médial par son bord médial. C'est une masse beaucoup plus pauvre en cellules que ce dernier. En vue transversale, le noyau habénulaire latéral comporte, vers son tiers médial, une crête longitudinale correspondant à la limite latérale du troisième ventricule, et où se fixe le plexus choroïde (Fig. 38 et 39) ; c'est au niveau de cette crête que s'isolent les fibres qui formeront vers l'arrière la commissure habénulaire (Fig. 40 a).

Latéralement, le noyau habénulaire latéral n'est jamais au contact direct des noyaux dorsaux ; il en est toujours séparé par la lame médullaire moyenne et le noyau interstitiel qu'elle contient, le noyau central latéral. Dans sa portion caudale, le noyau habénulaire latéral est séparé du noyau médial par les fibres éfférentes du faisceau rétroflexe ; ces dernières forment un croissant dont la pointe médiale s'appuie sur le noyau habénulaire médial (Fig. 39).

En coupe sagittale, le noyau habénulaire latéral forme lui aussi une masse triangulaire à pointe orale (Fig. 44). En coupe horizontale, il forme une masse très latérale en avant, qui se rapproche peu à peu du plan médian vers l'arrière (Fig. 46).

2°) THALAMUS, GROUPE ANTÉRIEUR

Série 947 : coupes 262 à 302.

Série 966 : coupes 389 à 318.

Série 967 : coupes 190 à 240.

Fig. 37, 38, 42 à 44, 47 et 48.

Les noyaux thalamiques antérieurs sont, chez tous les Mammifères, au nombre de trois : antérodorsal (Ad), antéroventral (Av) et antéromédial (Am). Leur fonction est encore mal connue ; il n'est pas certain, en particulier, qu'ils assument tous trois les mêmes fonctions. La plus importante voie afférente aux noyaux thalamiques antérieurs est le faisceau mamillothalamique de Vicq d'Azyr. Il apporte des impulsions venues du corps mamillaire donc d'origine hippocampale (par le fornix) ou bulbaire (par le pédoncule mamillaire). D'après Bodian (1940), le noyau antérodorsal ne recevrait pas de fibres du faisceau de Vicq d'Azyr ; ses seules connexions seraient thalamo-corticales (radiation thalamique supérieure) et intrathalamiques (noyaux parataenial et médial). Les noyaux antéroventral et antéromédial sont les zones de terminaison directe du faisceau de Vicq d'Azyr ; ils sont unis au cortex cérébral par les radiations thalamiques intermédiaire et inférieure ; ils sont également unis, par des fibres très courtes, au noyau ventral oral qui leur est immédiatement postérieur. Enfin, les trois noyaux thalamiques antérieurs sont unis à leurs symétriques par des fibres commissurales qui empruntent surtout le noyau antérodorsal réunien, situé postérieurement juste en avant de la lame médullaire moyenne.

Chez *S. araneus*, le plus caractéristique des trois noyaux est le noyau antérodorsal (Ad), tant par sa position (seuls la strie médullaire et le noyau parataenial le séparent de la lumière du troisième ventricule), par la grande taille, la densité et la colorabilité de ses cellules, que par la capsule de fibres que constituent autour de lui les radiations thalamiques. Globuleux en avant, il acquiert rapidement vers l'arrière une forme triangulaire, dont la base s'appuie sur les deux autres noyaux antérieurs, et dont le sommet se situe entre strie médullaire et noyau parataenial (Fig. 37). Ce triangle s'aplatit caudalement, et forme alors le noyau

commissural antérodorsal réunien ⁽¹⁾. Par sa situation, le groupe antérieur apparaît donc comme le pôle oral dorsal du groupe latéral, situé entre les lames médullaires moyenne et externe du thalamus.

En coupe sagittale, le noyau antérodorsal occupe une position tout à fait antérieure, juste en arrière de la commissure rostrale ; il s'amincit ensuite postérieurement jusqu'au noyau paracentral (Fig. 44).

C'est en coupe horizontale que le noyau antérodorsal montre le mieux ses rapports topographiques ; il encapsule les deux autres noyaux antérieurs à la fois vers l'avant et médialement, les séparant du noyau parataenial vers l'avant et du noyau médial vers l'arrière (Fig. 47 b).

Les noyaux antéroventral (Av) et antéromédial (Am) ont une structure histologique voisine ; les différences de taille et de densité cellulaires sont assez faibles ; ces différences sont faibles également entre ces noyaux et le noyau ventral oral ⁽²⁾. Comme il n'existe pas, chez les Insectivores, de capsule de fibres autour des noyaux antérieurs (noyau antérodorsal excepté), il est donc assez difficile de délimiter ces noyaux, et nécessaire de faire appel aux trois séries de coupes. Les coupes sagittales fournissent une bonne limite entre noyaux antéroventral et ventral oral (Fig. 44), mais il est plus difficile de séparer ce dernier du noyau antéromédial (Fig. 43). Les coupes horizontales, de même, donnent une meilleure limite postérieure au noyau antéroventral qu'au noyau antéromédial (Fig. 48 a).

La limite commune aux deux noyaux antéroventral et antéromédial est elle aussi difficile à préciser, aussi bien sur les coupes transversales qu'horizontales, par suite des paquets de fibres du faisceau de Vicq d'Azyr qui strient les deux noyaux dans la zone de leur limite commune. On peut donc considérer le noyau antéromédial comme la portion médiale du noyau antéroventral, avec les mêmes connexions que ce dernier, et probablement les mêmes fonctions. De nombreuses expériences de décortication montrent

(1) Cette connexion, tant fibreuse que cellulaire, a été signalée par de nombreux auteurs (citons Gurdjian, 1927 ; Le Gros Clark, 1929 b ; Papez, 1932 ; Suzuki, 1936 ; Solnitzky, 1938 ; Bodian, 1940 ; Krieg, 1944). Mayeda (1941) nie son existence d'après l'examen du thalamus du singe Rhésus. Chez les Insectivores, elle est généralement nette et bien développée.

(2) Cette similitude a été signalée dans d'autres espèces, notamment chez *Didelphis* (Bodian, 1939).

d'ailleurs que les trois noyaux antérieurs se projettent sur le cortex interhémisphérique, le noyau antérodorsal sur l'aire rétrospléniale, les deux autres sur l'aire cingulaire. Les connaissances physiologiques actuelles rendent désormais inacceptables les fonctions olfactives attribuées naguère aux noyaux antérieurs.

3°) THALAMUS, GROUPE MÉDIAL

Série 947 : coupes 254 à 382.

Série 966 : coupes 389 à 318.

Série 967 : coupes 170 à 270.

Fig. 36 à 40, 42 à 44, 46 à 48.

On rassemble dans le groupe thalamique médial divers noyaux qui n'ont certainement aucune unité fonctionnelle, et dont la seule particularité commune est d'être isolés du reste du thalamus par la lame médullaire moyenne. Cette définition est restrictive par rapport à celle qu'on utilise généralement ; elle élimine de ce groupe les noyaux submédial, central médian et paracentral, qui seront étudiés avec le groupe médian.

Le noyau parataenial (Pt) doit son nom au voisinage de la strie médullaire (dite encore taenia thalami). Il apparaît en coupe transversale au même niveau que le noyau antérodorsal ou même un peu en avant de lui. Certains auteurs le rangent dans le groupe antérieur (d'Hollander et Ghisoland, 1927 ; Leblanc, 1928), mais ses connexions sont différentes, et il vaut mieux l'en isoler. Il reçoit comme fibres afférentes des collatérales de la strie médullaire ; il n'est pas encore bien établi si ces fibres proviennent, comme la plupart des fibres de la strie médullaire, des centres olfactifs secondaires, ou si elles correspondent aux fibres du fornix, issues de l'hippocampe. Suivant les cas, le noyau parataenial appartiendrait à la sphère olfactive, ou s'intégrerait dans le système limbique. Les liaisons efférentes du noyau parataenial se font, par la radiation thalamique inférieure, avec le gyrus cingulaire ; certains auteurs (Bodian, 1940), signalent aussi des connexions avec le noyau antérodorsal.

Chez *S. araneus*, le noyau parataenial coiffe médialement le noyau antérodorsal, concurremment avec la strie médullaire plus latérale (Fig. 37). A peu près au niveau du noyau antérodorsal réunien, les deux noyaux parataeniaux forment, au-dessus de ce

dernier, un noyau parataenial réunien (Fig. 47 b). Vers l'arrière, le noyau parataenial est remplacé par le noyau médial ; le pôle antérieur de ce dernier noyau est médial au pôle postérieur du premier (Fig. 37 b et 38 a). Le noyau parataenial en effet accompagne assez longtemps vers l'arrière la strie médullaire, même lorsque apparaissent, entre elle et lui, les premières cellules du noyau habénulaire latéral. Ce voisinage, et ces afférences apparemment communes, laissent apparaître comme vraisemblables les fonctions « olfactives » de ce noyau (Hassler, 1959).

En coupe sagittale, le noyau parataenial est situé en avant du noyau médial (Fig. 44) ; ses cellules sont à peu près de la taille de celles de ce dernier noyau, mais beaucoup plus denses.

En coupes horizontales, la capsule médullaire et l'orientation tangentielle des cellules périphériques du noyau médial permettent de délimiter aisément ce dernier noyau du noyau parataenial (Fig. 46 b et 47 a).

Le noyau médial (M) forme l'ancienne substance grise centrale diencéphalique (Ganser, 1882) qui s'étend des noyaux antérieurs au faisceau rétroflexe de Meynert. Il ne reçoit pas de fibres afférentes groupées en faisceaux nettement individualisés. Les fibres qui y pénètrent proviennent de l'hypothalamus, de l'aire préteectale, du groupe des noyaux médians, des noyaux ventraux caudaux et du centre médian. Il se projette chez l'homme sur le cortex orbito-frontal, et envoie également des fibres efférentes vers les noyaux précédemment cités, ainsi qu'au striatum. Il semble donc que ce noyau ait un rôle de centre intégrateur de diverses afférences sensorielles somatiques ou viscérales, qu'il projette ensuite sur le cortex.

Chez *S. araneus*, le noyau médial apparaît médialement au noyau parataenial, un peu en avant de la lame médullaire moyenne (Fig. 37 b). Il croît ensuite très progressivement vers l'arrière jusqu'au niveau où devient nettement visible le faisceau rétroflexe. Dès lors, la lame médullaire moyenne s'interrompt ventralement, et le noyau médial est contigu au noyau ventral caudal avant d'être brutalement remplacé par le noyau parafasciculaire (Fig. 39 b). Oralement, les deux noyaux médiaux sont d'abord séparés l'un de l'autre, sur la ligne médiane, par le noyau intermédiaire (dit encore rhomboïde ; voir Bauchot, 1959), de forme losangique en coupe transversale (Fig. 37 b et 38 a). Plus en arrière, ils réalisent entre

eux un noyau médial réunien sans caractéristiques histologiques précises (Fig. 39).

S. araneus ne fournit pas aussi nettement que d'autres espèces la distinction d'une zone corticale à grandes cellules entourant une zone centrale à cellules plus petites ; toutefois, les cellules périphériques sont orientées parallèlement à la surface, et sont généralement plus denses.

En coupe sagittale, le noyau médial a grossièrement la forme d'un demi cercle, séparé vers l'avant de la strie médullaire par le noyau parataenial, vers l'arrière du faisceau rétroflexe par le noyau parafasciculaire (Fig. 43). Ventralement, il s'appuie sur le noyau paracentral et, vers l'arrière, sur le noyau ventral caudal.

Dans le plan horizontal, on retrouve une forme en demi cercle, la base appuyée sur le plan médian, les côtés limités successivement par les noyaux parataenial, central, latéral, puis parafasciculaire (Fig. 47 a).

On peut étudier ensemble les autres noyaux du groupe médial. Bien que leur fonction soit mal connue, il semble qu'il y ait une certaine parenté de connexions entre noyau parafasciculaire et ses formations annexes (noyau subparafasciculaire et noyau parafasciculaire réunien), et le centre médian de Luys. Certains auteurs considèrent même (Le Gros Clark, Grünthal) que le terme de « centre médian » doit être réservé aux Primates, et utilisent ailleurs l'appellation de noyau parafasciculaire latéral.

En dépit de la situation de ce complexe nucléaire autour du faisceau rétroflexe de Meynert, il n'existe aucune connexion entre l'un et l'autre : le faisceau habénulo-interpédonculaire ne fournit pas de fibres afférentes et ne reçoit pas de fibres efférentes de ce complexe. Un autre caractère commun à ces noyaux est qu'ils n'ont aucune aire de projection corticale connue, car ils ne dégénèrent pas, même dans le cas de décortication totale. Les fibres efférentes vont au striatum, soit directement, soit par l'intermédiaire du noyau ventral oral. Les fibres afférentes sont elles-mêmes mal connues. De nombreuses fibres pénètrent ce complexe, mais pour en ressortir intactes en avant et se terminer dans le groupe ventral. Il semble néanmoins que des fibres afférentes venant du tronc cérébral se terminent dans la zone médiale caudale (Nauta et Kuypers, 1958). Ces fibres proviennent du noyau gigantocellulaire du bulbe rachidien. D'autre part, il a été montré

qu'une partie des fibres spinothalamiques, appelées par certains auteurs paléospinothalamiques (Mehler), ont des terminaisons dans cette région (Noyaux parafasciculaire et central latéral, et peut-être aussi centre médian. Voir Bowsher, 1957, et Mehler, Feferman et Nauta, 1960) ⁽³⁾.

Chez *S. araneus*, le noyau parafasciculaire apparaît juste en arrière de la lame médullaire moyenne, sous le faisceau de Meynert (Fig. 39 b). Il comporte aussitôt une *pars reuniens*. En coupe transversale, sa forme est celle d'un trapèze à base ventrale, qui s'appuie sur le noyau ventral caudal (Fig. 40 a). Le centre médian se présente comme une masse triangulaire limitée médialement par le noyau parafasciculaire, latéralement par les noyaux dorsaux, et dorsalement par l'aire prétectale (Fig. 40 a). Ses cellules, bien que semblables à celles du noyau parafasciculaire, sont moins denses. Vers l'arrière, alors que le faisceau de Meynert est à peu près situé à mi-hauteur du diencéphale, apparaît le noyau subparafasciculaire, surtout remarquable par l'orientation horizontale de ses cellules (Fig. 40). Il s'appuie ventralement sur l'aire hypothalamique dorsocaudale, et disparaît peu avant le ganglion interpédonculaire.

En coupe sagittale, le noyau parafasciculaire est facile à délimiter : il forme autour du faisceau rétroflexe un manchon de cellules denses orientées parallèlement à la course des fibres (Fig. 43). Le centre médian est plus difficile à identifier, et ne semble pas avoir une forme bien définie : aucune capsule médullaire ne l'enveloppe (Fig. 44).

En coupe horizontale, le centre médian forme un ruban accolé latéralement au noyau parafasciculaire (Fig. 46 a). Sa surface de contact antérieure est facile à tracer : le noyau habénulaire latéral et le noyau central latéral ont des cellules de taille plus petite. Latéralement, il vient s'accoler aux noyaux dorsaux, à grandes cellules. Caudalement enfin, il est remplacé par le noyau postérieur, à cellules moins denses. Le noyau subparafasciculaire accompagne dans sa course le faisceau habénulo-interpédonculaire jusqu'au niveau des fibres de la commissure supramammilaire (Fig. 48).

⁽³⁾ On trouvera une mise au point bibliographique de ce problème dans Albe-Fessard et Fessard, 1962.

4°) THALAMUS, GROUPE MÉDIAN

Série 947 : coupes 254 à 366.

Série 966 : coupes 389 à 338.

Série 967 : coupes 160 à 280.

Fig. 36 c à 40 a, 42 à 44, 46 à 49 a.

On sait peu de choses des fonctions des divers noyaux constituant le groupe nucléaire médian. Leur faible volume chez l'homme (la commissure moyenne peut même manquer complètement chez certains individus) ⁽⁴⁾, leur grande importance relative chez les animaux macrosomatiques suggère une origine phylogénétique ancienne. Leur caractère commun est de ne pas avoir de projection corticale. Ils ne dégénèrent, d'après Powell et Cowan (1954), qu'après destruction de la portion la plus antérieure du striatum et de l'aire préoptique latérale. Les mêmes auteurs pensent qu'il n'existe pas de connexions entre ces noyaux et les formations suivantes : septum, aire préoptique médiale, amygdale, tubercule olfactif et noyau olfactif antérieur. Il semble donc bien établi que ces noyaux n'ont aucune fonction olfactive, malgré leur importance chez les espèces macrosomatiques. Ils participent au système des fibres périventriculaires liant groupe médian et hypothalamus, ainsi qu'au faisceau longitudinal médial de Schütz, qui groupe les fibres efférentes vers le mésencéphale.

Le groupe médian du thalamus comporte un certain nombre de noyaux, peu étendus de part et d'autre du plan de symétrie ; l'un d'eux, le noyau central médian (Ce m), plus riche que les autres en fibres commissurales, se poursuit latéralement en « bed nucleus » de la lame médullaire moyenne, avec les noyaux paracentral et central latéral. Ces deux noyaux, dits encore intralameillaires, ont probablement les mêmes caractéristiques générales que les noyaux médians, et peuvent être étudiés avec eux. Le noyau submédial (Sm) pose un problème plus délicat : certains auteurs (par exemple Peele, 1954), le rangent dans le groupe médial, alors qu'il est indiscutablement ventral à la lame médullaire moyenne ; d'autres auteurs l'intègrent au groupe ventral ; en fait, chez les Insectivores, le noyau submédial est toujours restreint latérale-

(4) Cela ne veut pas dire que les noyaux médians sont absents, mais qu'ils ne sont plus commissuraux.

ment, au voisinage immédiat du noyau ventral intermédiaire ; sa situation topographique le situe dans le groupe médian.

C'est en coupe sagittale qu'on voit le mieux les rapports topographiques des noyaux médians. Sur la coupe médiane, en dehors des *pars reuniens* des noyaux antéromédial, parataenial, médial, parafasciculaire, ventral oral et ventral caudal, la commissure moyenne, ou commissure grise, comprend les noyaux suivants : paraventriculaire (Pa), intermédiaire (= rhomboïde, Rh), et central médian (Ce m), qui sont dorsaux ; réunien (Re), interventral (Iv) et submédial (Sm), qui sont ventraux (Fig. 42). Les coupes horizontales ne fournissent pas d'aspect particulièrement intéressant de ces noyaux.

Chez *S. araneus*, le noyau paraventriculaire est visible, en même temps que le noyau parataenial, le long du pôle antérieur du troisième ventricule, en arrière de la lame terminale (Fig. 36 c). Il forme une masse assez importante au niveau horizontal de la commissure rostrale, puis s'amincit dorsalement, pour former le plancher de la lame dorsale du troisième ventricule (Fig. 42). Il est limité latéralement par la strie médullaire, puis, au niveau du noyau habénulaire médial, il est surplombé par ce dernier (Fig. 39). Ses limites latérales sont constituées par les noyaux médiaux (parataenial, puis médial), sa limite ventrale par le noyau intermédiaire, puis par le noyau médial réunien. En direction caudale, le noyau paraventriculaire diminue progressivement de section, en même temps que ses caractères cytologiques changent : les cellules deviennent légèrement plus petites ; mais il n'est pas possible de donner une limite précise à ces modifications. On peut donc parler d'une portion paraventriculaire orale, la plus volumineuse et la mieux caractérisée cytologiquement, et d'une portion caudale, située entre le pôle caudal de l'habénula et le noyau parafasciculaire, qui passe sans limites nettes à la substance grise centrale mésencéphalique (Fig. 40).

Le noyau intermédiaire (= rhomboïde), dorsal à la lame médullaire moyenne, forme une masse de peu d'étendue ; la base est appuyée sur le noyau central médian, le sommet sur le noyau paraventriculaire ; les côtés sont limités par les deux noyaux médiaux (Fig. 37 b et 38 a). L'unanimité semble être faite maintenant sur la nomenclature de ce noyau ; comme certains auteurs cependant appellent rhomboïde le noyau central médian (Iso, Krieg, Arai, Holmes), ou encore (Le Gros Clark, 1929), une formation ventrale

à la lame médullaire moyenne (noyau submédial ?), il est préférable de remplacer cette appellation par celle d'intermédial, qui rappelle immédiatement le voisinage topographique de ce noyau.

Le noyau central médian, par sa situation privilégiée de noyau commissural central, réalise sans doute au niveau diencéphalique une intégration de divers stimuli sensoriels ; d'après Albe-Fessard et Massion (1959), il reçoit des afférences visuelles, auditives et somesthésiques qu'il projette ensuite sur le noyau caudé. En coupe transversale, il a une forme losangique, dont les ailes latérales se poursuivent dans les noyaux intralamellaires (Fig. 38). Il apparaît en arrière du noyau intermédial et se termine bien avant le noyau ventral caudal. C'est donc une formation réduite dans le sens antéropostérieur, où viennent se concentrer les fibres qui, par la lame médullaire moyenne, unissent entre eux un grand nombre de noyaux thalamiques.

En coupe horizontale, on voit clairement les rapports du noyau central médian avec les noyaux intralamellaires, qui se trouvent au contact des noyaux dorsaux et ventral oral, et atteignent postérieurement le niveau du noyau parafasciculaire et du centre médian (Fig. 47 b).

En coupe transversale, le noyau paracentral (PCe) est orienté horizontalement et sépare le noyau médial des noyaux ventraux oral et intermédiaire (Fig. 38 et 39 a). Le noyau central latéral (Ce l), dont on a vu la parenté fonctionnelle avec le noyau parafasciculaire, sépare le noyau médial et l'habénula des noyaux dorsaux et du ganglion géniculé latéral (Fig. 38 et 39).

Le noyau réunien (Re) prolonge le noyau paraventriculaire, peu après l'apparition de ce dernier, et accompagne ensuite dorsalement la lame ventrale du troisième ventricule (Fig. 42). En coupe transversale, il a la forme d'un triangle dont la base ventrale s'appuie sur l'hypothalamus, et dont les côtés latéraux sont bordés par les noyaux ventraux oral et intermédiaire (Fig. 37 et 38). Vers l'arrière, il disparaît au niveau du noyau ventral médial, et est remplacé par le noyau interventral (Fig. 38 b).

Le noyau interventral (Iv) forme en coupe sagittale la portion postéro-inférieure de la commissure moyenne ; il passe insensiblement à l'aire hypothalamique dorsocaudale et à la substance grise mésencéphalique (Fig. 42). Il succède au noyau réunien et

se situe entre les deux noyaux ventraux médiaux (Fig. 39). Ses cellules extrêmement petites, par rapport à celles du noyau ventral, laissent penser qu'il ne s'agit pas là d'une *pars reuniens* de ce dernier noyau. Il faut sans doute l'assimiler au noyau réunionien postérieur de certains auteurs, et pro parte au noyau rhomboïde des auteurs anglais (Le Gros Clark, Powell).

Le noyau submédial (Sm) trouve chez *S. araneus* son extension maximum. Il est situé sous le noyau central médian, entre les noyaux ventraux intermédiaires et au-dessus du noyau ventral médial (Fig. 38 et 39 a). Ses cellules, assez denses, sont parmi les plus grandes du groupe médian, mais sans atteindre la taille des cellules du groupe ventral qui l'entoure. En coupe sagittale, il forme la continuation caudale du noyau antéromédial (Fig. 42). Chez l'homme (mais à condition que l'homologie soit exacte), le noyau submédial a une aire de projection préfrontale, voisine de celle du noyau médial. Dans ces conditions, on peut effectivement rapprocher le noyau submédial du groupe médial, comme le fait Peele (1954).

La masse thalamique comprise entre les lames médullaires moyenne et externe constitue le complexe latéral, limité en avant par le groupe antérieur et en arrière par le groupe postérieur. Ce complexe s'étend, en coupe transversale, des noyaux médians au ganglion géniculé latéral et au noyau réticulé. Il a été depuis longtemps subdivisé en une masse dorsale, en même temps latérale, et une masse ventrale, médiale. Il en est résulté une certaine confusion dans les termes : alors que le groupe latéral ventral prenait le nom de groupe ventral, le groupe latéral dorsal, au lieu d'être appelé normalement groupe dorsal, a été nommé soit groupe latéral, soit groupe dorsolatéral (d'où le nom de noyau dorsomédial donné au noyau médial). Il est préférable de revenir à la définition du groupe latéral interlamellaire, et de le subdiviser en groupe dorsal, latéral au noyau central latéral, et en groupe ventral, ventral au noyau paracentral. Hassler (1959) décrit en outre chez l'homme un noyau centrolatéral (Zwischenkern) dont je n'ai pas trouvé l'équivalent chez les Insectivores, mais qui semble appartenir au groupe dorsal.

5°) THALAMUS, GROUPE DORSAL

Série 947 : coupes 278 à 390.

Série 966 : coupes 318 à 280.

Série 967 : coupes 150 à 230.

Fig. 37 b à 40, 45 a, 46 à 48 a.

C'est en coupe horizontale qu'on identifie le mieux les divers noyaux formant le groupe dorsal. Latéralement au groupe médial et au noyau central latéral, on voit en avant le noyau dorsal superficiel (Dsf), situé entre strie médullaire et noyau réticulé ; puis le noyau dorsal oral (Do), le noyau dorsal intermédiaire (Dim), situé un peu en avant du centre médian, et enfin, au niveau du ganglion géniculé médial, juste avant l'aire prétectale, le noyau dorsal caudal (Dc) (Fig. 47 a). En coupe sagittale, le groupe dorsal est bien délimité, en avant par la fimbria hippocampale et le ganglion géniculé latéral, en arrière par l'aire prétectale et le noyau postérieur, ventralement par les noyaux du groupe ventral (Fig. 45 a). Seul le noyau dorsal intermédiaire, dont la zone ventrale s'enfonce en coin entre les noyaux ventraux, a une limite douteuse ; cette zone est sans doute l'équivalent du noyau centro-latéral de Hassler (1959).

Les connexions des noyaux dorsaux sont mal connues ; on les interprète comme des noyaux d'association qui se projettent sur le lobe pariétal, et reçoivent des fibres d'autres noyaux thalamiques, notamment du noyau ventral oral et des noyaux intralaminaires.

Chez *S. araneus*, le noyau dorsal superficiel, le plus antérieur apparaît juste en arrière du tractus olfacto-habénulaire, au niveau du pôle oral du noyau réticulé (Fig. 37 b). Il est limité médialement par la strie médullaire, latéralement par le noyau réticulé, et s'appuie en profondeur sur les noyaux antérieurs. Le noyau dorsal superficiel, bien individualisé chez l'homme, ne représente ici que la portion tout à fait superficielle du noyau dorsal oral sous-jacent, qui le remplace vite. Plus en arrière, le ganglion géniculé latéral forme pratiquement la couverture superficielle du noyau dorsal oral (Fig. 38 et 39 a). Dès le niveau caudal des noyaux antérieurs, le noyau dorsal oral forme une masse trapézoïdale, la base appuyée sur les noyaux ventraux, les côtés limités

latéralement par le noyau réticulé et médialement par le noyau central latéral (Fig. 38 b).

Au niveau caudal du noyau ventral oral, apparaît sous le noyau dorsal oral le noyau dorsal intermédiaire (Fig. 39 a). Ses cellules sont plus denses et plus petites que celles du noyau dorsal oral. Il n'est pas facile, surtout en coupe transversale, de le délimiter des noyaux ventraux intermédiaires puis caudal qui forment sa frontière ventrale (Fig. 39). Il remplace peu à peu le noyau dorsal oral, qui se termine en pointe près du sillon latéral de l'habénula (Fig. 39 b) ; il se termine lui-même assez rapidement, limité vers l'arrière par le noyau dorsal caudal et par le ganglion géniculé médial.

Le noyau dorsal caudal est peu important. Il sépare, superficiellement, l'aire prétectale des ganglions géniculés (Fig. 40). Il est probable qu'il représente l'ébauche du pulvinar des Primates. Comme les autres noyaux dorsaux, il joue certainement le rôle de noyau d'association et doit recevoir, à ce titre, des fibres issues du ganglion géniculé latéral, bien que cette connexion soit controversée.

6°) THALAMUS, GROUPE VENTRAL

Série 947 : coupes 262 à 382.

Série 966 : coupes 389 à 280.

Série 967 : coupes 210 à 290.

Fig. 37 à 40, 42 à 45 a, 47 a à 49.

Seule la partie ventrale du groupe latéral reçoit les afférences sensorielles en provenance du mésencéphale. Si l'on utilise, en la simplifiant, la nomenclature de Hassler (1959) pour l'ensemble des noyaux ventraux, on distingue les noyaux ventraux oral (Vo), intermédiaire (Vim) et caudal (Vc). Le noyau ventral oral, situé juste en arrière des noyaux antérieurs, ne reçoit pas de fibres afférentes sensorielles ; on admet généralement qu'il n'a pas de projection corticale directe, et il ne dégénère pas après décortication totale. Ses principales afférences sont fournies par le faisceau thalamique de Forel (issu du pallidum), et il envoie ses fibres efférentes au striatum. On subdivise le noyau ventral oral en trois segments : médial, intermédiaire et latéral. En fait, le segment latéral doit recevoir, contrairement aux deux autres, des

afférences du noyau denté cérébelleux par la voie du brachium conjunctivum. Il se projette sur le gyrus précentral. Il joue vraisemblablement un rôle associatif, comme les segments plus médiaux, et dégénère partiellement à la suite de lésions corticales.

Le noyau ventral intermédiaire, dont on connaît encore moins bien les connexions, reçoit aussi des fibres du faisceau thalamique de Forel, ainsi que des afférences vestibulaires ; il se projette sur l'aire pariétale et représente certainement un centre de convergence hétérosensorielle.

Le noyau ventral caudal reçoit l'essentiel des afférences sensorielles d'origine postérieure, c'est-à-dire le tractus spinothalamique (pro parte), le lemniscus médial, le lemniscus trigéminal et le faisceau gustatif secondaire. Chez les Insectivores, seule la portion médiale se laisse aisément séparer du reste ; il est plausible de penser qu'il s'agit là du centre gustatif. Les projections corticales du noyau ventral caudal se font sur l'aire sensitive et l'aire sensitive accessoire. On a décrit chez de nombreux Mammifères une somatotopie à l'intérieur du noyau ventral caudal.

Chez *S. araneus*, comme chez tous les Insectivores, les seules distinctions aisées sont les suivantes :

- noyau ventral oral, subdivisé en segments médial (Vo m), intermédiaire (Vo im) et latéral (Vo l).
- noyau ventral intermédiaire (Vim).
- noyau ventral caudal (Vc) et sa subdivision médiale, souvent nommée noyau ventral médial (Vm).

Le noyau ventral oral apparaît très antérieurement, par son aile latérale, sous les noyaux antérieurs ; c'est l'équivalent du noyau latéropolaire de Hassler (1959). Un peu plus en arrière, il acquiert ses trois subdivisions et s'appuie dorsalement aux noyaux antérieurs, ventralement au noyau réunien, latéralement au noyau réticulé et à la zone incertaine plus médiale (Fig. 37). Le segment médial, qui réalise un pont réunien avec son symétrique, est toujours peu développé. Le segment intermédiaire contient le faisceau mamillothalamique de Vicq d'Azyr qui se termine, un peu plus en avant, dans les noyaux antérieurs. Le segment latéral, de loin le plus volumineux, se trouve caudalement au contact du noyau dorsal oral.

Le noyau ventral intermédiaire commence au niveau postérieur du groupe antérieur, sous le noyau ventral oral (Fig. 38 a). Il est latéral au noyau submédial. Sa surface de contact avec les

noyaux ventraux oral et caudal est oblique, si bien qu'il apparaît ventralement au noyau ventral oral qu'il remplace, mais se termine dorsalement au noyau ventral médial qui lui fait suite (Fig. 39). Dans sa partie moyenne, il est limité latéralement par le noyau réticulé, médialement par le noyau submédial, ventralement par le noyau ventral médial et dorsalement par le noyau dorsal intermédiaire ; sa limite caudale enfin est fournie par le noyau ventral caudal (Fig. 39).

Le noyau ventral médial représente pratiquement chez tous les Insectivores une entité très marquée. En coupe transversale, ce noyau a une forme grossièrement triangulaire : la base dorsale est fournie par les noyaux submédial ou ventral caudal, le côté médial par le noyau interventral et le côté latéral par le noyau réticulé et la zone incertaine (Fig. 38 b et 39). La pointe ventrale est occupée par le faisceau mamillothalamique. Caudalement, son pôle postérieur est aisément visible au milieu des cellules petites de l'aire hypothalamique dorsocaudale (Fig. 43).

Le noyau ventral caudal apparaît au niveau postérieur du noyau submédial, et réalise aussitôt avec son symétrique un pont réunien (Fig. 39 b). C'est une formation étendue dans les sens médiolatéral et antéropostérieur. Latéralement, elle atteint le noyau réticulé ; vers l'arrière, elle accompagne ventralement le ganglion géniculé médial, jusqu'au niveau fourni par le passage du faisceau rétroflexe (Fig. 40 a). Seule la dimension ventrodorsale est faible chez *S. araneus*.

En vue sagittale, les noyaux ventraux occupent toute la région ventrale et postérieure du thalamus. A l'endroit où le faisceau mamillothalamique s'infléchit dorsalement vers les noyaux antérieurs (Fig. 44), se trouve la limite entre le noyau ventral oral, proche des noyaux antérieurs, et les trois autres noyaux ventraux : ventral intermédiaire, coiffé par l'aile latérale du noyau submédial ; ventral médial, formant l'angle ventrocaudal du thalamus ; et enfin ventral caudal, dont la limite postérieure est fournie par le faisceau rétroflexe et son noyau périfasciculaire (Fig. 43).

En vue horizontale, se voit aisément la succession antéropostérieure des noyaux ventraux : ventral oral, contigu aux noyaux antérieurs ; ventral intermédiaire, latéral au noyau submédial, et dont les liaisons corticales par les radiations thalamiques sont nettement visibles ; ventraux caudal et médial enfin, postérieurs, que limite caudalement le faisceau rétroflexe (Fig. 48).

7°) THALAMUS, GROUPE POSTÉRIEUR

Série 947 : coupes 294 à 430.

Série 966 : coupes 378 à 240.

Série 967 : coupes 150 à 250.

Fig. 38 à 41, 43 à 45, 46 à 48.

Le groupe postérieur ou métathalamus comporte des formations de fonctions et de structures très diverses, qu'on peut grouper sous trois rubriques :

— le ganglion géniculé latéral, composé de deux noyaux nettement distincts, dorsal et ventral, et qui forme le centre optique primaire (GL) ;

— le ganglion géniculé médial (GM), centre acoustique tertiaire ou quaternaire, où des différences histologiques permettent de distinguer parfois des subdivisions ;

— l'aire prétectale (PT) et le noyau postérieur (P) enfin, le second pouvant être considéré comme un noyau prépectal profond ; ils ont probablement des fonctions optiques réflexes (ils sont situés entre le ganglion géniculé latéral et les tubercules quadrijumeaux antérieurs).

a) Le ganglion géniculé latéral n'a pas, chez les Insectivores, une structure en couches alternées comme chez les Primates et de nombreux Mammifères. Il comporte un noyau dorsal (GL d),

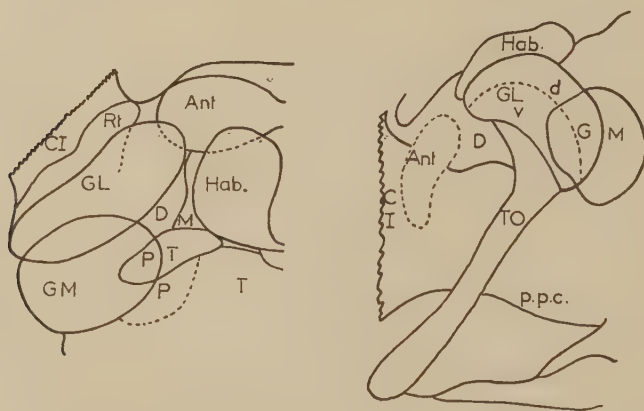


Fig. 3. — *Sorex araneus*. Reconstruction des régions thalamiques. A gauche, en projection sur la paroi dorsale ; à droite, en projection sur la paroi latérale. Remarquer la position réciproque des deux ganglions géniculés et, pour le ganglion géniculé latéral, la position ventrale du noyau ventral.

appartenant au thalamus dorsal, et un noyau ventral (GL v), d'histologie très différente, appartenant au thalamus ventral (Fig. 3). Les fibres afférentes proviennent du tractus optique, mais toutes les fibres optiques ne se terminent pas dans le ganglion géniculé latéral. Certaines vont au tubercule quadrijumeau antérieur, centre optique réflexe ; d'autres à l'aire prétectale. Les fibres efférentes se projettent toutes, chez les Primates et l'homme, sur l'aire occipitale. L'absence de fibres géniculo-tectales n'est pas démontrée chez tous les Mammifères.

Chez *S. araneus*, animal à vision réduite, le ganglion géniculé latéral ne forme pas une masse nucléaire importante. Il fait saillie à l'extérieur, sous la fimbria, latéralement au sillon habénulaire, et se poursuit jusqu'au niveau de la strie terminale (Fig. 38). Il occupe ainsi une surface externe assez grande, mais une coupe transversale permet de constater qu'il ne comporte qu'une mince couche de cellules (Fig. 38 à 40). Il apparaît au niveau caudal des noyaux antérieurs, le segment dorsal recouvrant le noyau dorsal oral en avant, puis le noyau dorsal intermédiaire, enfin le ganglion géniculé médial, le segment ventral accolé au noyau réticulé (Fig. 38 à 40). Le segment ventral comporte beaucoup plus de cellules plus petites que le segment dorsal.

En coupe sagittale, le ganglion géniculé latéral forme sous la fimbria une protubérance dorsale que recouvre postérieurement l'hippocampe, et que prolonge caudalement le ganglion géniculé médial (Fig. 45). En coupe horizontale, il forme très nettement la région la plus élargie du tronc cérébral (Fig. 46 à 48 a).

b) Le ganglion géniculé médial est le centre thalamique auditif, recevant du lemniscus latéral les fibres issues du tubercule quadrijumeau postérieur, du noyau du lemniscus latéral ou du noyau trapézoïde. Les fibres efférentes vont principalement au cortex auditif (aire temporale), mais également en petit nombre au tubercule quadrijumeau postérieur ou à la zone incertaine. Chez les Carnivores, existe dans le ganglion géniculé médial, en fonction de la hauteur des sons, une localisation topographique qu'on retrouve dans l'aire corticale auditive.

Chez *S. araneus*, le ganglion géniculé médial est très facile à identifier caudalement ; il forme alors une protubérance latérale située au-dessus des pédoncules cérébraux et de la Substantia nigra (Fig. 40 b et 41). Il a la forme d'une sphère, limitée dorsa-

lement par le noyau postérieur. Vers l'avant, il s'encastre entre le ganglion géniculé latéral et les noyaux dorsal intermédiaire et ventral caudal (Fig. 40 a). Dans cette région orale, les limites sont plus difficiles à préciser, car il passe presque insensiblement aux noyaux dorsal intermédiaire et ventral caudal qui en forment la limite antérieure. On trouve dans le ganglion géniculé médial des subdivisions architectoniques variables ; la partie caudale est formée de petites cellules denses ; la partie moyenne laisse distinguer une médulla à grandes cellules qu'entoure un cortex à cellules plus petites orientées tangentiellement.

En coupe sagittale, on peut individualiser une zone caudale, une zone centrale et, enfin, coiffant cette dernière, une zone dorsale (Fig. 45 b). En coupe horizontale, se voit plus nettement encore la subdivision caudale (Fig. 47 b). Le noyau postérieur accompagne médialement le ganglion géniculé médial et le sépare du tectum (Fig. 47 b et 48 a) ; mais ce noyau n'a pas les caractères histologiques du noyau limitant des Primates, et l'homologation est difficile. Les coupes horizontales permettent de constater que la transition du ganglion géniculé médial est mieux marquée avec le noyau ventral caudal qu'avec le noyau dorsal intermédiaire.

c) L'aire prétectale et le noyau postérieur sont deux formations d'homologation difficile chez les Insectivores. On décrit généralement chez les autres Mammifères de nombreuses formations nucléaires dans la région qui sépare le thalamus postérieur du tectum proprement dit ; l'origine embryologique de ces formations est même controversée ; on les considère tantôt comme diencéphaliques, tantôt comme mésencéphaliques. Dans ces conditions, donner les principales connexions de ces formations par comparaison avec ce qu'on sait des autres Mammifères n'est pas possible. Il est probable toutefois que le noyau postérieur des Insectivores représente l'équivalent, dans sa portion orale, du noyau de la commissure postérieure et, dans sa portion caudale, du noyau limitant. L'aire prétectale est simple chez les Insectivores ; sa fonction la plus probable est sans doute optique.

Chez *S. araneus*, l'aire prétectale est immédiatement postérieure au noyau central latéral (Fig. 40 a et 44). Elle sépare le tectum du noyau dorsal caudal et s'appuie sur le centre médian (Fig. 40). Au niveau de la commissure caudale apparaît dans un plan plus profond le noyau postérieur (Fig. 40 b). Le toit optique

refoule alors latéralement l'aire prétectale qui forme, sous la radiation optique, la dépression située entre le tubercule quadrijumeau antérieur et le ganglion géniculé médial (Fig. 40 b). Caudalement, l'aire prétectale est remplacée par le noyau postérieur, qui isole constamment du tectum le ganglion géniculé médial (Fig. 41).

En coupe sagittale, aire prétectale et noyau postérieur forment la limite dorsocaudale du thalamus, en arrière du noyau dorsal caudal (Fig. 44 a). En coupe horizontale, l'aire prétectale est, dans sa zone dorsale, latérale à l'épiphyse, et se poursuit ventralement tout en restant externe (Fig. 46 et 47 a). Le noyau postérieur forme la continuation caudale du centre médian (Fig. 46 b), puis acquiert peu à peu ventralement une position plus latérale, postérieure au ganglion géniculé médial (Fig. 47 et 48 a) ; il a alors la même situation topographique qu'un noyau limitant.

8°) THALAMUS VENTRAL

Série 947 : coupes 270 à 366.

Série 966 : coupes 338 à 240.

Série 967 : coupes 190 à 320.

Fig. 37 à 40 a, 44 et 45, 47 à 50 a.

Le thalamus ventral comporte, outre le noyau réticulé (Rt) et la zone incertaine (ZI), un noyau péripédonculaire (pP), non différencié chez *S. araneus*, mais qui semble n'être qu'une portion de la zone incertaine, et les régions ventrales de noyaux appartenant au thalamus dorsal, et déjà décrits : noyaux réunien, géniculé latéral ventral (GL v) et géniculé médial.

Le noyau réticulé, situé entre la capsule interne et la lame médullaire externe, qui enveloppe les noyaux thalamiques latéraux, a les mêmes connexions corticales que ces derniers, et dégénère après décortication. Il reçoit probablement ses fibres afférentes des noyaux thalamiques, notamment des noyaux médians et intralamellaires. Il ne possède donc aucune unité fonctionnelle. Son appellation peut conduire à des conceptions erronées : il n'appartient pas, en effet, au système réticulaire ascendant du tronc cérébral⁽⁵⁾. La signification fonctionnelle du noyau réticulé reste obscure.

(5) Les physiologistes tendent actuellement à voir dans le complexe Noyau réticulé - Zone incertaine le prolongement diencéphalique du système réticulaire ascendant.

Chez *S. araneus*, entre tractus olfacto-habénulaire et fornix, se trouve la zone polaire du noyau réticulé, latérale au groupe antérieur et au noyau ventral oral ; ses particularités histologiques s'estompent peu à peu vers l'arrière (Rt pol, Fig. 37 et 38 a). Cette zone est certainement liée au pallidum. Le reste du noyau, plus homogène, se poursuit caudalement jusqu'à l'apparition du ganglion géniculé médial (Fig. 38 à 40 a). Sur toute cette étendue, le noyau réticulé a la forme d'un croissant à concavité interne, dont la petite courbure vient au contact des noyaux thalamiques latéraux (avec l'interposition de la lame médullaire externe, très mince, non figurée sur les illustrations), et la grande courbure au contact de la capsule interne et de la zone incertaine. On peut distinguer dans le noyau réticulé, outre la zone polaire déjà décrite, une zone dorsale (Rt d), latérale aux noyaux dorsaux (Fig. 38 et 39) ; une zone ventrale (Rt v), latérale aux noyaux ventraux (Fig. 38 et 39 a) ; enfin, une zone caudale (Rt c), qu'on peut considérer comme prégeniculée (Fig. 39 b et 40 a).

On retrouve ces subdivisions en coupes sagittales : polaire, intercalée entre le faisceau olfacto-habénulaire et le noyau ventral oral (Fig. 45 a) ; ventrale, située entre capsule interne et zone incertaine (Fig. 45 b) ; dorsale et caudale enfin, entre les deux ganglions géniculés (Fig. 45 b).

En coupe horizontale, on voit bien la position « enveloppante » du noyau réticulé entre la capsule interne télencéphalique et le diencéphale. Les quatre subdivisions déjà citées s'y retrouvent (Fig. 47 et 48).

La zone incertaine, ventrale au noyau réticulé, a des connexions très complexes et mal connues. Elle reçoit aussi bien des fibres afférentes bulbaires que télencéphaliques (notamment l'ansa lenticularis), et est liée transversalement au tectum et au ganglion géniculé médial. On la considère généralement comme un relais sur la voie pallido-incerto-tegmentaire. Ses connexions efférentes les plus importantes semblent aller au noyau rouge mésencéphalique. Non seulement connexions et fonctions de la zone incertaine sont mal connues, mais son anatomie et ses limites sont controversées. Certains y incluent, quand il existe, le noyau péripédonculaire, d'autres, les champs de Forel ; chez les Mammifères supérieurs, la zone se subdivise en parties orale et caudale.

Chez *S. araneus*, la zone incertaine a une structure relativement simple : c'est une masse nucléaire, riche en fibres surtout

oro-caudales, immédiatement ventrale à la lame médullaire externe, intercalée entre le noyau réticulé et le noyau réunien en avant, les aires hypothalamiques dorsale et dorsocaudale en arrière (Fig. 37 b à 40 a). Dans sa partie antérieure, elle est contiguë au noyau périfornical, et isole ainsi de la région hypothalamique médiale l'aire latérale. La frontière entre cette dernière et la zone incertaine est partiellement constituée par la commissure de Ganser. Vers l'arrière, au niveau du noyau subthalamique, la zone incertaine devient moins nette et semble se fragmenter en deux régions : une médiale, riche en cellules, que vient interrompre le faisceau de Vicq d'Azyr ; une latérale, ventrale au noyau réticulé, que pénètre caudalement le lemniscus médial (Fig. 39 et 40 a).

En vue sagittale, la zone incertaine a la forme d'un croissant enveloppant la masse thalamique ventrale (Fig. 44 et 45 a). Latéralement, elle forme une masse caudale au noyau réticulé et ventrale au ganglion géniculé médial.

En coupe horizontale, la zone incertaine apparaît constituée de deux masses nettement individualisées : une masse dorsale, postérieure aux noyaux réticulé et ventraux (Fig. 48 b et 49 a), et une masse ventrale plus antérieure toujours située en arrière du noyau périfornical ; un mince pédoncule lie ces deux masses (Fig. 49). La subdivision en une *Zona incerta* proprement dite et une *Zona incerta caudalis* existe donc également chez les Insectivores.

9°) SUBTHALAMUS

Série 947 : coupes 334 à 398.

Série 966 : coupes 300 à 260.

Série 967 : coupes 260 à 310.

Fig. 39, 40 a, 45, 49 et 50 a.

Beaucoup d'auteurs ne font pas de distinction entre thalamus ventral et subthalamus. D'après Kuhlenbeck (1948), il est préférable de rapprocher le thalamus ventral du thalamus dorsal ou thalamus sensu stricto, et de faire du subthalamus un « hypothalamus dorsal ». On peut conserver toutefois le terme de subthalamus, région entre le thalamus au sens large et l'hypothalamus proprement dit. Le subthalamus comporte le noyau subthalamique ou corps de Luys, le noyau entopédonculaire et le pallidum ou archistriatum. Cette dernière formation ne sera pas décrite.

Le noyau subthalamique (Sth), situé sur le trajet pallidoteg-

mentaire, envoie ses fibres vers la Substantia nigra et le noyau rouge mésencéphaliques ; ses fonctions semblent intéresser la coordination motrice.

Chez *S. araneus*, le noyau subthalamique est très nettement délimité par une capsule de fibres qui rend son étude aisée. C'est une masse lenticulaire, biconvexe, « posée » sur le pédoncule cérébral, limitée en dessous par le faisceau télencéphalique médial, au-dessus par le noyau réticulé et la zone incertaine (Fig. 39 et 40 a). Vers l'avant, elle atteint le niveau transversal du passage du tractus optique ; vers l'arrière, ses cellules semblent se mêler à celles de la Substantia nigra.

En vue sagittale, le noyau subthalamique a également une forme ovoïde, à grand axe oblique, et peut être considéré comme la limite diencéphalo-mésencéphalique (Fig. 45). En coupe horizontale enfin, ce sont surtout ses rapports avec la Substantia nigra qui apparaissent nettement (Fig. 49 et 50 a).

Le noyau entopédonculaire (eP) appartient lui aussi au système de l'anse lenticulaire. On le considère généralement comme le pôle caudal du pallidum. Il a probablement des fonctions voisines de celles du noyau subthalamique. Chez *S. araneus*, ce noyau n'est pas, comme chez le Chat (Rioch, 1929), relié au pallidum, mais isolé. Il est situé au niveau de la Substantia nigra, dans l'épaisseur des pédoncules cérébraux (Fig. 41 a). On peut vérifier cet isolement sur les coupes horizontales et sagittales (Fig. 45 b).

L'un des principaux caractères de l'hypothalamus est de comporter, non des noyaux gris contigus, comme le thalamus, mais un ensemble de zones cellulaires diffuses, appelées aires, au sein desquelles se condensent certains noyaux généralement dépourvus de limites précises. Ces noyaux sont surtout concentrés dans la région ventromédiale, entourée d'aires latérale et dorsale.

10°) HYPOTHALAMUS, RÉGION PRÉ- ET SUPRAOPTIQUE

Série 947 : coupes 214 à 278.

Série 966 : coupes 389 à 300.

Série 967 : coupes 250 à 350.

Fig. 36, 37 a, 42 à 45, 48 à 51.

La limite postérieure de cette région est facile à délimiter : elle correspond au niveau d'apparition des noyaux parvocellu-

lares de la région tubérienne : noyaux ventromédial, dorsomédial et infundibulaire ; sa limite antérieure pose un problème : de nombreux auteurs ne considèrent en effet comme hypothalamique que la région post-chiasmatique, c'est-à-dire située au niveau et en arrière du chiasma optique. La région préchiasmatique, ou préoptique, est souvent étudiée avec le télencéphale, parce qu'elle est surtout olfactive et liée fonctionnellement au septum proche. Elle est pourtant diencéphalique d'origine. On peut donc grouper la région hypothalamique antérieure (au sens étroit) et la région préoptique sous l'appellation de région pré- et supraoptique.

La région préoptique (PO), ou préthalamus, commence juste en arrière du tubercule olfactif et de la bande diagonale de Broca. Sa limite antérieure est donc nette. Vers l'arrière, elle passe insensiblement aux aires hypothalamiques antérieures, et l'on peut choisir comme frontière commune le chiasma optique ou, ce qui est plus net chez *S. araneus*, espèce microptique à chiasma réduit, le noyau suprachiasmatique.

La région préoptique est liée fonctionnellement au tubercule olfactif, au septum et à l'hypothalamus antérieur voisins, ainsi qu'à l'amygdale, via la strie terminale. Ces connexions, sans être directement olfactives, placent néanmoins la région préoptique dans la « sphère olfactive ». Le tractus olfacto-habénulaire provient en partie de la région préoptique.

Chez *S. araneus*, la structure la plus antérieure de la région préoptique est constituée par le noyau préoptique médian (PO med), masse impaire à petites cellules denses, qui s'enfonce en coin entre les deux bandes diagonales de Broca (Fig. 36 a). Ce noyau précède le récessus préoptique du troisième ventricule, depuis la Lamina zonalis jusqu'au niveau de la commissure rostrale qu'il contourne pour s'achever au voisinage du Nucleus triangularis septi. Cette disposition est surtout visible en coupe sagittale (Fig. 42). En coupe horizontale, le noyau préoptique médian passe progressivement aux autres formations préoptiques qui lui font suite (Fig. 48 b à 50).

Les aires préoptiques apparaissent de part et d'autre du troisième ventricule. Elles sont limitées dorsalement par le septum, notamment par la bande diagonale de Broca, et par le noyau interstitiel de la strie terminale, latéralement par le lobe piriforme et l'amygdale. On peut y distinguer une région juxtaventriculaire (PO v), à cellules orientées parallèlement au troisième ventricule,

une aire préoptique médiale (PO mes), à cellules relativement denses, enfin une aire préoptique latérale (PO l), très pauvre en cellules et située sur le passage du faisceau télencéphalique médial (Fig. 36).

La région hypothalamique antérieure, qui fait suite à la région préoptique, a certainement des connexions et des fonctions voisines. Les expériences effectuées sur ces régions montrent en effet qu'elles sont le plus souvent associées. Pourtant, en vue sagittale paramédiane, elles se distinguent assez nettement et laissent penser qu'une différenciation fonctionnelle doit accompagner cette différenciation architectonique (Fig. 43). Les aires hypothalamiques antérieures médiale (HA m) et latérale (HA l) font suite aux aires préoptiques correspondantes. Leur limite commune est fournie par le noyau périfornical (Fig. 37 a). Un bon repère de la limite latérale de l'hypothalamus est fourni par le noyau supraoptique, toujours situé, dans sa portion postérieure, à la frontière diencéphalo-télencéphalique (Fig. 36 c et 37 a).

L'aire hypothalamique antérieure médiale, plus riche en cellules, a pour voisin juxtaventriculaire le noyau suprachiasmatique, situé dans la partie antérieure du monticule suprachiasmatique, très développé chez *S. araneus* comme chez toutes les espèces microptiques (Fig. 36 c). On peut estimer que ce renforcement a pour effet de compenser mécaniquement l'absence d'un chiasma optique de grande taille. Dans sa partie postérieure, ce monticule contient les commissures supraoptiques (Fig. 37 a), ainsi qu'une formation nucléaire que j'appelle noyau « X », faute de savoir l'homologuer à des formations similaires chez d'autres Mammifères (Fig. 42). Ce noyau, qu'on retrouve d'ailleurs en coupe horizontale (Fig. 50 b), n'est pas un noyau paraventriculaire accessoire, comme pourrait le faire penser la proximité des noyaux infundibulaires magnocellulaires. C'est une masse intermédiaire entre le noyau suprachiasmatique et le noyau ventromédial, à grand axe transversal.

Le noyau interstitiel de la strie terminale (Nist) est décrit comme appartenant au septum, à l'amygdale ou au diencéphale. En fait, la strie terminale est un tractus efférent des régions amygdaliennes, qui se distribue au septum, aux aires préoptiques et hypothalamiques antérieures, à l'habénula (par la strie médullaire) et à l'amygdale opposée (par la commissure antérieure). Cette strie a donc un trajet diencéphalique ; sur ce trajet, elle est

interpénétrée d'un « bed nucleus », certainement en connexion avec elle.

Chez *S. araneus*, le noyau interstitiel de la strie terminale a de grandes proportions : il apparaît sous la commissure rostrale et forme la paroi latérale du diencéphale entre région préoptique et striatum (Fig. 36 et 37 a). Il est situé entre le fornix et le tractus olfacto-habénulaire. Aussi bien en vue sagittale (Fig. 43 à 45 a) qu'horizontale (Fig. 47 à 49), il sépare les aires préoptiques des aires hypothalamiques antérieures.

La dernière masse nucléaire de cette région est le noyau supra-chiasmatique (Sch) ; malgré son nom, il n'a avec les fibres optiques que des rapports de contiguïté ; son rôle est inconnu.

Chez *S. araneus*, par coalescence dans le plan médian, les deux noyaux forment une masse triangulaire à base ventrale (Fig. 36 c). En coupe sagittale, il semble ne constituer, comme le noyau « X », qu'une condensation cellulaire de la zone paraventriculaire hypothalamique (Fig. 42).

11°) HYPOTHALAMUS, RÉGION INFUNDIBULAIRE

Série 947 : coupes 286 à 358.

Série 966 : coupes 389 à 358.

Série 967 : coupes 310 à 370

Fig. 37 b à 39, 42 et 43, 50 et 51.

La région infundibulaire peut être considérée comme le principal centre viscéral effecteur du cerveau ; des études physiologiques et pathologiques montrent en effet qu'on peut y localiser, sans grande précision toutefois, les centres de phénomènes aussi variés que l'élimination rénale, l'équilibre thermique, les régulations hormonales, y compris celles de la sphère génitale, les mécanismes de veille et de sommeil, etc... La plupart de ces fonctions sont liées à la présence voisine de l'hypophyse, et l'on peut qualifier cette région de « parahypophysaire ».

La région infundibulaire correspond à peu près au tubercule cendré des vieux auteurs ; elle est donc limitée à la zone ventromédiale de l'hypothalamus, sans comporter les aires latérales ou dorsales qui sont étudiées plus loin. Caudalement lui succède la région mamillaire, dont la liaison avec l'archicortex par le fornix fait une entité fonctionnelle toute différente.

La région infundibulaire comporte deux types de noyaux :

— Des noyaux à grandes cellules, très colorées par la méthode de Nissl, et Gomori-positives ; ce sont les noyaux magnocellulaires. Ils sont liés par des tractus à l'hypophyse postérieure ou nerveuse. Ils ont pour origine phylogénétique le noyau préoptique neuro-sécrétoire des Vertébrés inférieurs ; ils sont en nombre variable chez les Mammifères, mais comportent deux masses constantes : le noyau paraventriculaire (Pv) au voisinage du troisième ventricule, et le noyau supraoptique (S. II), au-dessus des tractus optiques. Ces deux noyaux débordent largement la région infundibulaire vers l'avant, et peuplent les régions hypothalamique antérieure et préoptique. Cette situation ne traduit pas une migration cellulaire vers l'avant, mais un stade primitif. La présence des tractus paraventriculo- et supraoptico-neurohypophysaire exigent néanmoins qu'on étudie ces noyaux avec la région infundibulaire.

— Des noyaux à petites cellules, dits parvocellulaires, peu encapsulés et résultant apparemment de simples condensations cellulaires. Ces noyaux sont :

a) les noyaux ventromédial (VM) et dorsomédial (DM), tous deux situés au pôle postérieur du noyau paraventriculaire, le second médial et caudal au premier, et faisant souvent saillie dans la lumière du troisième ventricule ;

b) le noyau périventriculaire postérieur (pp), qui accompagne le récessus mamillaire du troisième ventricule, et passe presque insensiblement au noyau dorsomédial ;

c) le noyau infundibulaire (Inf), qui borde le récessus infundibulaire du troisième ventricule dans la région de l'hypophyse proximale extrasellaire ;

d) le noyau prémamillaire enfin, de présence moins constante, situé juste en avant du corps mamillaire.

Chez *S. araneus*, le noyau paraventriculaire apparaît au niveau du noyau suprachiasmatique, donc dans la région située entre aires préoptiques et hypothalamiques antérieures. Il forme avec son symétrique deux ailes de papillon, dont les parties centrales fusionnent dans le plan médian (Fig. 37 a). Cette région commissurale n'existe, à l'intérieur des Insectivores, que chez *Sorex*. Elle disparaît au niveau du monticule suprachiasmatique. Dès lors,

le noyau paraventriculaire prend en coupe transversale une forme triangulaire (Fig. 37 b), puis passe vers l'arrière à une masse allongée sous le noyau réunien (Fig. 38 a). Cette dernière est l'homologue du Nucleus filiformis de certains auteurs. Sur toute son étendue rostro-caudale, le noyau paraventriculaire est contigu au noyau réunien ; il n'existe donc pas, à ce niveau, d'aire hypothalamique dorsale.

En coupe sagittale, se voient nettement les deux portions que comporte le noyau paraventriculaire : une portion médiale verticale (Fig. 42), faisant presque un angle droit avec la partie latérale, dorsale au noyau ventromédial (Fig. 43). En coupe horizontale, il a forme de massue à pointe antérieure (Fig. 49).

Le noyau supraoptique commence au niveau du noyau préoptique médian. Il est juste antérieur au tractus optique, au niveau où ce dernier s'accole à la surface diencéphalique ventrale (Fig. 36 a). Plus en arrière, il est latéral au tractus optique, et on peut considérer qu'il forme la limite latérale ventrale de l'hypothalamus (Fig. 36 et 37). Coupes sagittales (Fig. 43 à 45) et horizontales (Fig. 50 b et 51 a) montrent également à quel point ce noyau est lié topographiquement au tractus optique.

Le noyau ventromédial représente la masse nucléaire principale ou centrale de la région infundibulaire ; il est situé entre l'aire hypothalamique antérieure et le noyau prémamillaire (Fig. 51 a) ; entre le noyau infundibulaire et le noyau périfornical (Fig. 38 a) ; entre le noyau dorsomédial et la surface hypothalamique externe (Fig. 38). Des noyaux infundibulaires parvocellulaires, c'est le mieux individualisé. En coupe sagittale, il a une forme ovoïde à grand axe oblique (Fig. 43). En coupe horizontale, il apparaît situé en avant plutôt qu'en dessous du noyau dorsomédial (Fig. 50).

Le noyau dorsomédial est dorsal au noyau ventromédial et postérieur au noyau paraventriculaire. Il n'atteint pas le noyau réunien, et il s'interpose entre ces deux noyaux une aire hypothalamique dorsale. En coupe transversale, le noyau dorsomédial a une forme de poire dont la pointe fait saillie dans le troisième ventricule qu'elle déprime (Fig. 38 b et 39 a). Il est contigu au noyau infundibulaire, et leur limite commune est peu marquée. Vers l'arrière, il se termine brusquement, en avant du corps mamillaire (Fig. 42 et 43). On trouve à ce niveau deux masses nucléaires

qu'on ne peut homologuer, les noyaux « Y » et « Z ». Le noyau « Y » est latéral, presque vertical, voisin du fornix ; le noyau « Z » est médial, horizontal au-dessus du noyau prémamillaire et juste antérieur au noyau mamillaire médial (Fig. 50 b). Ces deux noyaux sont probablement des formations prémamillaires accessoires ; elles diffèrent du noyau prémamillaire par leur plus grande colorabilité et leur plus forte densité cellulaires.

C'est en coupe sagittale qu'on voit le mieux les rapports du noyau dorsomédial avec le noyau périventriculaire postérieur. Alors que dans le plan médian (Fig. 42) noyaux infundibulaire et périventriculaire postérieur semblent ne former qu'une masse, les plans parasagittaux voisins montrent au contraire que ce sont les noyaux dorsomédial et périventriculaire postérieur qui se soudent en une masse cellulaire unique dans laquelle seules les relations topographiques permettent de distinguer deux noyaux.

Le noyau périventriculaire postérieur accompagne le récessus mamillaire en arrière du noyau infundibulaire (Fig. 39 b). Les coupes horizontales montrent cette continuité paraventriculaire (Fig. 51). On distingue néanmoins aisément ces noyaux par la taille et la densité cellulaires (le noyau périventriculaire postérieur ayant davantage de cellules plus petites). La distinction d'avec le noyau dorsomédial est plus difficile ; les deux noyaux passent insensiblement de l'un à l'autre.

Les noyaux ventromédial, dorsomédial et périventriculaire postérieur sont les trois formations voisines du noyau infundibulaire. C'est un noyau pair, de forme triangulaire, un côté parallèle à la surface hypothalamique ventrale, un autre au troisième ventricule, et l'hypothénuse au contact des noyaux ventro- et dorsomédiaux (Fig. 38 et 39 a). Vers l'avant, les deux noyaux fusionnent pour former un triangle impair situé dans la partie caudale du monticule suprachiasmatique (Fig. 37 b).

Il existe enfin un (ou plusieurs, si l'on y adjoint les noyaux « Y » et « Z ») noyau prémamillaire, caudal au noyau ventromédial (Fig. 51 a), situé entre les noyaux infundibulaire et périfornical (Fig. 39 a), et ventral au corps mamillaire, comme le montrent les coupes sagittales (Fig. 43).

12°) HYPOTHALAMUS, RÉGION DORSOLATÉRALE

Série 947 : coupes 286 à 382.
Série 966 : coupes 389 à 280.
Série 967 : coupes 270 à 360.
Fig. 38 à 40, 42 à 45, 49 à 51.

Il n'existe pas de condensations cellulaires nettes dans les régions hypothalamiques dorsale ou latérale. Ces régions n'en sont pas moins fonctionnellement importantes, et les physiologistes leur attribuent un rôle régulateur viscéral complexe.

On peut limiter cette région aux ensembles suivants :

— Tout d'abord, formant une limite nette aux régions médiales (tubercule cendré), un noyau périfasciculaire s'étend tout le long de l'hypothalamus, des régions préoptiques au corps mamillaire : c'est le noyau périfornical (PF), organisé autour du fornix.

— Latéralement à lui se trouve l'aire latérale (AL), qui fait suite aux aires préoptique et hypothalamique latérales, et contient le faisceau télencéphalique médial ; vers l'arrière, l'aire latérale se termine au niveau où le fornix pénètre dans le corps mamillaire ; il lui succède la Substantia nigra mésencéphalique.

— Dorsomédialement, au contact de la lame ventrale du troisième ventricule, se trouve l'aire dorsale (AD). Chez *S. araneus*, elle ne dépasse pas, vers l'avant, le niveau du noyau dorsomédial ; chez d'autres espèces, elle peut s'intercaler entre le noyau paraventriculaire et le thalamus.

— Cette aire dorsale, réduite par la présence du noyau dorsomédial, s'élargit caudalement et surmonte le corps mamillaire ; c'est l'aire dorsocaudale (ADC), qui passe insensiblement vers l'arrière à la substance grise centrale mésencéphalique.

Chez *S. araneus*, le noyau périfornical entoure le fornix dès le pôle postérieur du noyau de la strie terminale, et montre une direction à peu près rectiligne vers le corps mamillaire. Le noyau conserve en coupe transversale la même section, alors que le fornix, au contraire, diminue progressivement d'importance, probablement parce qu'il distribue des fibres ammoniques aux noyaux hypothalamiques et sans doute au noyau périfornical lui-même (Fig. 37 à 39). Le noyau périfornical n'a pas de limites nettes ; car seules, les cellules les plus centrales sont orientées concentri-

quement au fornix. En coupe sagittale, le parallélisme du fornix au plan médian permet d'avoir pratiquement tout le noyau périfornical sur une même coupe (Fig. 44).

L'aire latérale est limitée dorsalement par la lame médullaire externe, le noyau réticulé ou la zone incertaine, latéralement par les pédoncules cérébraux ou le noyau subthalamique, ventralement par le faisceau télencéphalique médial et la surface hypothalamique (Fig. 37 b à 40 a). Les coupes horizontales en donnent une bonne illustration (Fig. 49 à 51).

L'aire dorsale est faiblement représentée chez *S. araneus*. Elle n'existe pas, en effet, au niveau du noyau paraventriculaire, ce dernier étant contigu au noyau réunien (Fig. 43). Elle apparaît dans la région hypothalamique moyenne, entre le noyau dorsomédial et les noyaux thalamiques, au-dessus de la lame hypothalamique du troisième ventricule, et forme avec sa symétrique un triangle à pointe ventrale (Fig. 38 b et 39 a).

Au niveau du corps mamillaire, l'aire dorsocaudale, volumineuse, est coupée par les fibres commissurales supramamillaires ; elle passe postérieurement à la substance grise centrale mésencéphalique (Fig. 39 b et 40 a). En coupe sagittale, les aires dorsale et dorsocaudale forment toute la région comprise entre le noyau paraventriculaire en avant, le noyau dorsomédial et le corps mamillaire en dessous, les noyaux thalamiques ventraux au-dessus, le faisceau rétroflexe vers l'arrière (Fig. 43). En coupe horizontale, notamment dans sa partie postérieure, l'aire dorsocaudale apparaît avec des cellules plus denses et plus colorées que celles de l'aire dorsale (Fig. 49).

13°) HYPOTHALAMUS, RÉGION MAMILLAIRE

Série 947 : coupes 350 à 390.

Série 966 : coupes 389 à 318.

Série 967 : coupes 310 à 370.

Fig. 39 b et 40, 42 à 44, 50 et 51.

La région mamillaire possède, au sein de l'hypothalamus, des caractères particuliers ; on y trouve tout d'abord, plus qu'ailleurs, des fibres myélinisées, qui encapsulent le corps mamillaire, et résultent de l'intrication de quatre faisceaux qui aboutissent à cette région ou en partent :

- le fornix, venu de l'hippocampe, qui apporte des afférences du rhinencéphale non olfactif ;
- le pédoncule mamillaire, d'origine mésencéphalique ;
- le faisceau mamillothalamique de Vicq d'Azyr, à conduction surtout mamillothalamique, qui se termine dans les noyaux antérieurs ;
- enfin, le faisceau mamillotegmentaire, également efférent.

Cette région est donc à la fois liée au rhinencéphale non olfactif (système limbique), et au système viscéral du tronc cérébral.

L'organisation de cette région est simple : elle comporte un Corpus mamillare formé de deux noyaux : le noyau mamillaire latéral (CM l), histologiquement homogène, et le noyau mamillaire médial (CM m), souvent subdivisé en plusieurs masses nucléaires. Au contact du corps mamillaire se condensent de grosses cellules qui forment, dorsalement, le noyau supramamillaire (SM), et ventralement, le noyau paramamillaire (= intercalaire, Int). Le corps mamillaire représente le pôle hypothalamique caudal.

Chez *S. araneus*, le noyau supramamillaire coiffe la partie moyenne du corps mamillaire, en arrière du noyau mamillaire latéral (Fig. 40 a). Ses cellules sont relativement grandes ; leur orientation, tangentielle à la capsule périramillaire, et leur forme plus ou moins ovoïde permettent de les distinguer aisément des grosses cellules étoilées de la Substantia nigra voisine. En vue sagittale, le noyau supramamillaire est situé en arrière du noyau mamillaire latéral (Fig. 43).

Le noyau paramamillaire ou intercalaire est constitué par la condensation des cellules de l'aire latérale au contact du corps mamillaire (le noyau supramamillaire représente la même condensation pour l'aire dorsocaudale). Latéral en avant, sous le faisceau télencéphalique médial (Fig. 39 b), il se rapproche peu à peu du corps mamillaire jusqu'à se trouver dans le prolongement du noyau supramamillaire (Fig. 40). On peut considérer le noyau paramamillaire comme le pôle caudal du noyau tubéromamillaire de Malone (1910). En fait, chez *S. araneus*, ce dernier noyau ne peut être mis en évidence en avant du corps mamillaire.

En vue horizontale, le noyau paramamillaire forme un pôle latérocaudal du cercle hypothalamique ; il est limité par le sillon mamillopontique.

Le noyau mamillaire latéral est de petite taille par rapport au noyau médial. Il forme l'aile latérale du corps mamillaire entre les fibres du fornix et celles du faisceau de Vicq d'Azyr (Fig. 39 b). Le noyau supramamillaire lui succède vers l'arrière (Fig. 43). Le noyau mamillaire médial, au contraire, forme une masse importante, ovoïde, au-dessus du récessus mamillaire. On ne peut y distinguer, aussi nettement que chez *Talpa europaea* (Bauchot, 1959), des masses nucléaires élémentaires. Chez *S. araneus*, les diverses parties constituant les ont entre elles des limites peu précises ; ce sont :

— un ensemble médian, formé de deux noyaux ; le premier, surtout dorsal, est antérieur (pars rostromedialis, rm) ; le second, important caudalement, est plus développé dans la région ventrale du corps mamillaire (pars caudomedialis, cm) ;

— deux ailes latérales, l'antérieure (pars rostrolateralis, rl) étant plus importante que la postérieure (pars caudolateralis, cl).

Ces subdivisions sont moins nettes en coupes transversales (Fig. 39 b et 40) qu'en coupes horizontales (Fig. 50 b et 51 a).

En vue sagittale, la pars rostromedialis, très petite, est antéro-dorsale ; la pars caudomedialis occupe tout le reste du plan médian (Fig. 42). Latéralement, la pars rostrolateralis, plus importante, est surtout antéroventrale ; la pars caudolateralis n'occupe que la zone dorsopostérieure du corps mamillaire (Fig. 43). Les différences de densité et de taille cellulaires sont faibles entre ces diverses parties. Il est difficile de dire si cette différenciation architectonique a une signification fonctionnelle.

II. — VARIATIONS ARCHITECTONIQUES DANS LES DIVERSES FAMILLES D'INSECTIVORES

Les variations architectoniques peuvent être d'ordre topographique ou histologique. Les variations topographiques sont faibles à l'intérieur du groupe des Insectivores. La structure du diencéphale diffère relativement peu d'un ordre de Mammifères à l'autre, et les Insectivores, malgré leur diversité ne manifestent pas dans ce domaine de variabilité supérieure à celle du reste des Mammifères. Les variations topographiques sont souvent dues à des variations quantitatives ; un noyau, très réduit dans une espèce, a naturellement des rapports de voisinage modifiés par rapport à ceux des espèces chez lesquelles ce noyau est bien développé.

Les variations histologiques concernent la taille ou la densité cellulaires, deux facteurs qui seront analysés quantitativement, ou encore la forme, la colorabilité et la structure interne de la cellule.

Les relations quantitatives étant groupées dans un chapitre ultérieur, la présente étude sera limitée aux similitudes et aux différences des formes et des rapports topographiques des divers noyaux. Auparavant, une description rapide du plan sagittal médian de l'encéphale des diverses espèces permettra (Bauchot et Stephan, 1961) de dresser les principales caractéristiques d'ensemble : importance du télencéphale, du bulbe olfactif, du cervelet, du toit optique, des formations ventriculaires et de la commissure moyenne, des formations commissurales antérieures enfin (corps calleux, psaltérium, commissure rostrale et chiasma optique).

A) SORICIDAE

En plus du type déjà présenté, *Sorex araneus*, le matériel étudié comporte *S. minutus*, surtout intéressant par sa petite taille, deux Crocidures, *C. russula* et *C. occidentalis*, et une espèce semi-aquatique, *Neomys fodiens* ⁽¹⁾.

⁽¹⁾ Dans sa note sur le cerveau des Insectivores (1932 d), Le Gros Clark décrit la morphologie cérébrale chez *Blarina brevicauda*, *Sorex vulgaris* et *Crocidura caerulea*. Quelques lignes sont consacrées en outre à l'architectonique de *Sorex*. Dès 1900, Arnback-Christie-Linde avait donné de l'encéphale de *Sorex vulgaris* une représentation correcte.

a) PLAN SAGITTAL MÉDIAN (Fig. 4 à 7)

La forme générale des encéphales des Soricidae est lourde, massive, notamment au niveau de la lame terminale ; le bulbe olfactif, de grande taille, est relativement dorsal ; le télencéphale est peu étendu, ne dépassant pas vers l'arrière le toit optique ; le cervelet est simple et peu lobulé ; l'espace ventriculaire est relativement important ; l'hypophyse est allongée et horizontale.

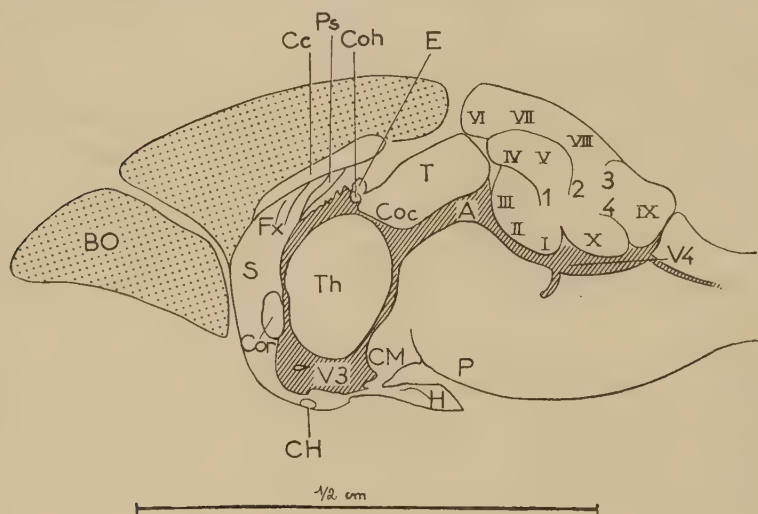


Fig. 4. — *Sorex araneus*. Plan sagittal médian. Remarquer la coalescence des noyaux paraventriculaires hypothalamiques.

Des différences sont relatives à la surface de contact des bulbes olfactifs avec le télencéphale, presque verticale chez les Crocidurinae, oblique chez les Soricinae. Le bulbe est donc antérieur à l'hémisphère cérébral chez les premiers, antéroventral chez les seconds. Etant donnée l'évolution suivie par l'orientation de cette surface chez les Primates, on peut déduire de cette différence un plus grand développement des hémisphères chez les Soricinae (on ne peut parler, par contre, d'une réduction de l'appareil olfactif ; le bulbe conserve apparemment le même volume, mais l'hémisphère cérébral, par sa croissance, le repousse ventralement et tend à le recouvrir). On retrouve ce phénomène dans les structures commissurales ; la commissure rostrale a une surface à peu près

équivalente chez toutes les espèces (sauf peut-être chez *Neomys*, où elle montre une très légère réduction, parallèle à celle du bulbe), (Fig. 5), mais le corps calleux, court chez les *Crociturinae*, s'allonge chez *Sorex* et plus encore chez *Neomys*. Enfin, une dernière manifestation de ce phénomène se retrouve dans le degré de recouvrement du toit optique. Chez les *Crociturinae*, le toit est légèrement découvert ; chez *Sorex*, hémisphère cérébral et cervelet sont contigus ; chez *Neomys* enfin, ils s'accolent sur une petite portion commune.

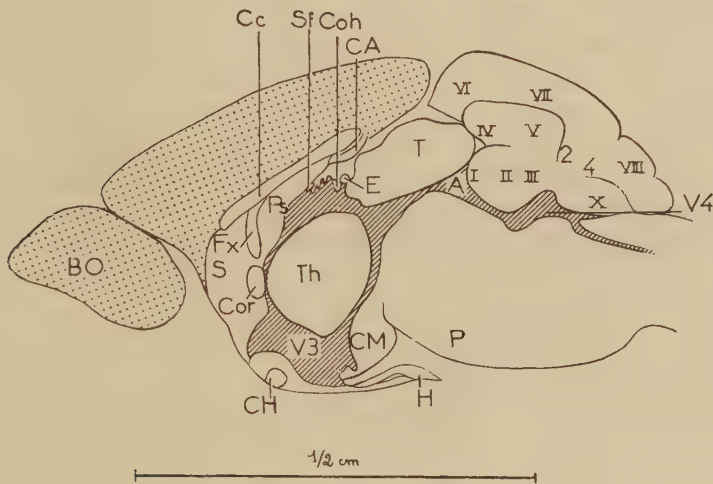


Fig. 5. — *Neomys fodiens*. Plan sagittal médian.

Les *Crociturinae* manifestent donc, dans le plan sagittal médian, des caractères plus primitifs que les *Soricinae*, et, chez ces derniers, *Sorex* plus que *Neomys*. Si nous revenons au classement fourni par la relation « Poids encéphalique / Poids somatique », nous trouvons au contraire que *Crociturina* est plus céphalisé que *Sorex*. Il s'agit en effet d'indice de « céphalisation » et non d'indice d'« évolution ». Pour diverses raisons (importance du tronc cérébral, par exemple), *Crociturina* a un encéphale plus développé que celui de *Sorex* à poids somatique égal, mais cet encéphale montre des structures plus primitives (toit optique découvert, surface d'accolement du bulbe olfactif verticale, corps calleux court).

La lobulation du vermis est du type le plus simple qu'on puisse rencontrer chez les Insectivores. Ce type de lobulation minimum existe chez *Sorex*, *Neomys* et *Blarina*, figuré par Le Gros Clark (1932 d). Les Crocidurinae manifestent un stade plus avancé ; *C. russula* (Fig. 6) et *C. caerulea* figuré par Le Gros Clark, montrent un Lobus anterior plus étendu oralement ; chez *C. occidentalis*, la lobulation est complexe, en particulier dans la forme de la Fissura prima (Fig. 7). Mais il ne faut pas oublier qu'à degré d'évolution égal, la lobulation du vermis se complique avec l'accroissement du poids somatique, et ce dernier processus est probablement le seul en cause ici.

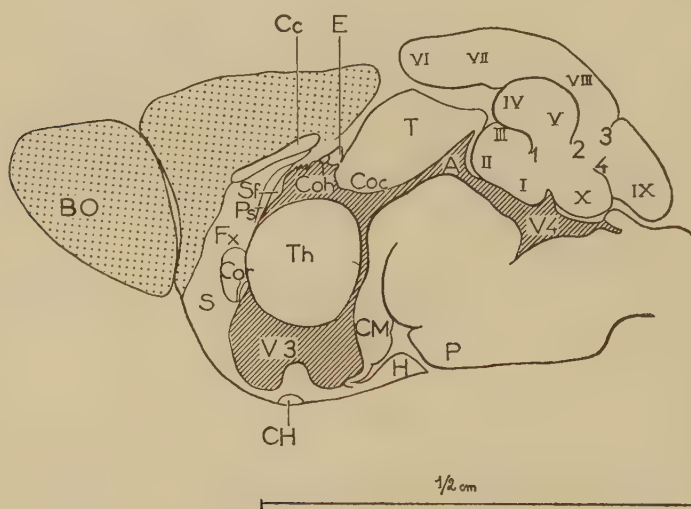


Fig. 6. — *Crocidura russula*. Plan sagittal médian. Remarquer le plan d'accolement presque vertical du bulbe olfactif au télencéphale.

Notons enfin, chez *Sorex* (mais non chez *Neomys*), une commissure grise hypothalamique, au niveau des noyaux paraventriculaires, constante chez tous les animaux étudiés (Fig. 4).

b) ARCHITECTONIQUE DU DIENCÉPHALE

1°) *Sorex minutus*.

Deux séries transversales (356 et 488, coupées à 20 μ) ont été utilisées sans coloration complémentaire de Woelcke. Les photo-

grammes proviennent de la dernière série. Le diencephale est représenté par douze niveaux, distants l'un de l'autre de $180\ \mu$.

Le diencephale de *S. minutus* est voisin de celui de *S. araneus* dans ses grandes lignes. L'épithalamus (coupes 133-159) est court ; les noyaux habénulaires médiaux forment, dans leur partie postérieure, un pont de substance grise dans la lumière ventriculaire. Cette coalescence semble caractéristique du genre *Sorex*.

Dans le groupe thalamique antérieur (coupes 114-133), le noyau antéromédial est très réduit et ne forme pratiquement pas de *pars reuniens* ; les cellules du noyau antérodorsal sont remarquables par leur forte colorabilité. Dans le groupe médial (coupes 114-168), il faut noter la forte densité et la colorabilité des cellules du noyau parafasciculaire. Le groupe médian (coupes 114-159) ne diffère que par l'aspect massif du noyau central, et la faible extension latérale du noyau submédial, limité à une masse médiane triangulaire, dont les ailes seraient formées par le noyau ventral intermédiaire. Le groupe dorsal (coupes 123-168) comporte, outre les subdivisions habituelles, un noyau dorsal superficiel très net, que vient remplacer caudalement le noyau géniculé latéral dorsal. Le noyau dorsal caudal est de faible importance. Le groupe ventral (coupes 123-168) présente comme particularité un noyau ventral médial à cellules orientées concentriquement, et séparé de son symétrique par un noyau interventral bien développé. La

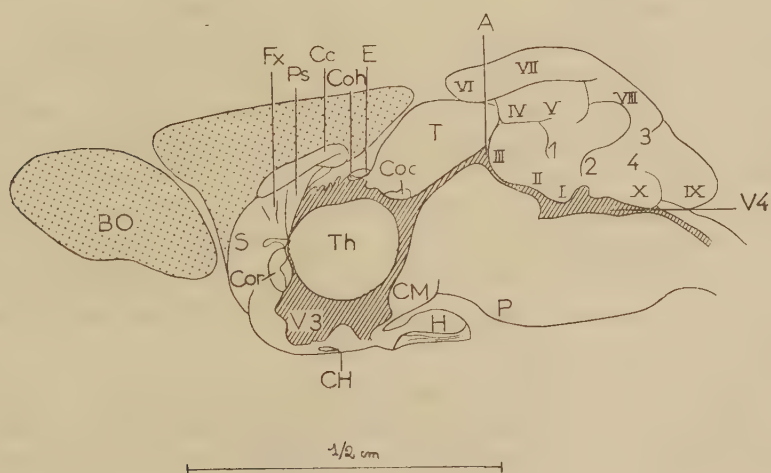


Fig. 7. — *Crocidura occidentalis*. Plan sagittal médian.

pars reuniens entre les noyaux ventraux caudaux est très postérieure et de petite taille. Dans le groupe postérieur (coupes 141-187), le ganglion géniculé latéral fait fortement saillie ; on peut individualiser, au-dessus du ganglion géniculé médial, un noyau supragéniculé, à grosses cellules intensément colorées.

Le thalamus ventral comporte, comme chez *S. araneus*, un noyau réticulé très massif, qu'on peut subdiviser en une zone polaire antérieure à grandes cellules, et en zones dorsale, ventrale et caudale. Le subthalamus (coupes 150-168) comporte un noyau subthalamique à cellules très sombres ; postérieurement, éparses dans la partie ventrolatérale des pédoncules cérébraux, quelques cellules représentent le noyau entopédonculaire.

Plus encore que le reste du diencéphale, l'hypothalamus est remarquablement constant dans son architecture chez les Insectivores ; les différences d'une espèce à l'autre sont donc minimales. Le noyau suprachiasmatique forme toute la partie antérieure du monticule suprachiasmatique. Les noyaux hypothalamiques neurosécrétoires sont très étendus. Le noyau supraoptique apparaît dans la région tout à fait antérieure de l'hypothalamus, sous le noyau préoptique médian, dès le point de contact du tractus optique avec la surface diencéphalique ventrale, entre les bandes diagonales de Broca. Il accompagne les tractus optiques jusqu'à leur point de pénétration sous l'hippocampe. Le noyau paraventriculaire, très antérieur lui aussi, apparaît sous forme de cellules disséminées de part et d'autre du récessus optique, et au-dessus de lui. Ces deux parties, distinctes en avant, se fusionnent ensuite au niveau de la commissure paraventriculaire hypothalamique, qui semble constante dans le genre *Sorex*, bien qu'elle ne soit ni mentionnée ni figurée dans l'étude que Campbell et Ryzen ont consacrée au diencéphale de *Sorex cinereus* (1953). En arrière, le noyau paraventriculaire forme une masse allongée sous le noyau réunien, plus étendue vers l'arrière que chez *S. araneus*. Dans la région mamillaire, le noyau mamillaire latéral est particulièrement distinct.

Les similitudes entre ces deux espèces du genre *Sorex* sont très grandes. Des particularités comme les ponts habénulaire médial ou paraventriculaire hypothalamique semblent être des caractères génériques.

2°) *Neomys fodiens*.

Trois séries de cette espèce ont été étudiées :

- 464, transversale, 20 μ , coloration de Nissl.
- 994, transversale, 10 μ , colorations de Nissl et de Woelcke.
- 997, sagittale, 10 μ , colorations de Nissl et de Woelcke.

La série 994, prise comme référence, comporte douze niveaux diencéphaliques distants l'un de l'autre de 180 μ .

Bien que *Neomys* soit un Soricinae, il ne comporte ni pont habénulaire médial, ni pont paraventriculaire hypothalamique. Dans le thalamus, notons la grande taille du noyau antéroventral, encasté dans le noyau ventral oral qui lui fait suite. Le noyau parafasciculaire a un grand nombre de cellules faiblement colorées. Le noyau submédial, soudé à son symétrique, ne dépasse pas latéralement le noyau interventral qu'il surmonte. Les noyaux dorsaux sont volumineux. A côté du ganglion géniculé latéral mince et de faible étendue, le ganglion géniculé médial est très important (coupes 422-494). Le noyau réticulé, dans sa région moyenne, s'étend très loin médialement.

Dans l'hypothalamus, les noyaux neurosécrétoires se rapprochent plus de ceux de *S. araneus* que de ceux de *S. minutus*. Seul le noyau supraoptique est très antérieur ; le noyau paraventriculaire n'est pas accolé au noyau réunien, mais ménage entre ce dernier et lui une aire dorsale antérieure, qui n'existe pas chez *Sorex*. Les noyaux suprachiasmatiques ne sont pas fusionnés ; le monticule suprachiasmatique, assez réduit, contient caudalement le pôle oral médian des noyaux infundibulaires. Dans la région mamillaire, le noyau latéral, bien individualisé, est fait de cellules fortement colorées. Le noyau paramamillaire (= intercalaire) a des cellules plus denses et plus grandes que chez *Sorex*.

Le diencéphale de *Neomys* reste par conséquent très proche de celui de *Sorex*, dont il ne comporte pas certaines particularités (coalescences habénulaire et paraventriculaire) ; il n'en diffère qualitativement que par la présence d'une aire hypothalamique dorsale antérieure, en avant du noyau dorsomédial, entre noyaux réunien et paraventriculaire.

3°) *Crocidura russula*.

Trois séries ont été étudiées :

- 492, transversale, 20 μ , coloration de Nissl.
- 731, sagittale, 10 μ , colorations de Nissl et de Woelcke.
- 940, transversale, 10 μ , colorations de Nissl et de Woelcke.

Dans la série 940, prise comme référence, le diencéphale est représenté par treize niveaux distants l'un de l'autre de 150 μ .

L'épithalamus, très développé (coupes 345-420), reçoit une strie médullaire puissante ; le noyau habénulaire latéral, dans sa portion antérieure, est bien plus grand que le noyau médial ; cette différence de taille s'atténue caudalement. Par suite de la grande épaisseur de la strie médullaire et de la taille des noyaux parataenial et paraventriculaire, les noyaux antérieurs sont relativement profonds ; ils sont peu développés (coupes 330-360). Le noyau parataenial comporte une *pars reuniens* très nette. Dans le noyau médial, on peut distinguer une partie dorsomédiale à cellules éparses, et une partie ventrolatérale à cellules plus denses, orientées parallèlement à la lame médullaire moyenne. Le complexe parafasciculaire est formé de cellules fortement colorées mais peu denses. Les fibres périventriculaires, beaucoup plus nettes que chez *S. araneus*, unissent le noyau parafasciculaire à l'aire hypothalamique dorsocaudale. Dans le groupe des noyaux médians, le noyau submédial est, comme chez *Neomys*, réduit au plan médian.

Le complexe latéral comporte un noyau ventral oral de grande taille ; le noyau ventral médial est assez antérieur. Les noyaux dorsaux, peu développés, forment un triangle entre le ganglion géniculé latéral et la lame médullaire moyenne. Le ganglion géniculé médial est massif et fait fortement saillie dorsalement.

Thalamus ventral et subthalamus sont bien développés, à l'exception du noyau subthalamique. La région préoptique est très étendue antéropostérieurement (coupes 300-330). Le noyau supra-chiasmatique est élevé et atteint presque le noyau paraventriculaire. Des noyaux magnocellulaires, seul le noyau supraoptique (coupes 300-405) s'étend loin dans la région préoptique ; il est toujours assez latéral, et ne forme pas de *pars reuniens* au-dessus du chiasma. Vers l'arrière, il atteint le niveau de la tige hypophysaire. Le noyau paraventriculaire au contraire est peu étendu (coupes 345-390). Il comporte les deux segments habituels, antérieur verti-

cal et postérieur horizontal, et ménage au-dessus de lui, sous le noyau réunien, la place d'une aire dorsale. Il n'existe pas de pont hypothalamique entre les deux noyaux paraventriculaires.

Dans le tubercule cendré, le noyau prémamillaire, ventral au corps mamillaire et latéral au noyau périventriculaire postérieur, correspond au noyau homonyme de *S. araneus* ; il n'existe donc pas d'équivalent des noyaux « Y » et « Z » (noyaux prémamillaires dorsaux ?) Le corps mamillaire enfin, par sa capsule périphérique et surtout par la densité et la colorabilité des cellules qui constituent ses divers noyaux, tranche nettement sur l'aire latérale et le tegmentum voisins. Le noyau mamillaire médial forme une masse compacte et homogène continue à travers le plan médian, et qu'on ne peut subdiviser. Le noyau mamillaire latéral est petit, mais formé de cellules plus grandes et plus éparses que celles du noyau médial. Les noyaux juxta-mamillaires sont les plus caractéristiques, avec leurs cellules de grande taille fortement colorées. Le noyau paramamillaire (= intercalaire) atteint, à cet égard, un développement qu'on ne retrouve chez aucun autre Insectivore (Fig. 52).

4°) *Crocidura occidentalis*.

Trois séries ont été étudiées :

- 25, transversale, 10 μ , coloration de Nissl.
- 31, sagittale, 10 μ , colorations de Nissl et de Woelcke.
- 162, transversale, 10 μ , colorations de Nissl et de Woelcke.

Dans la série 162, prise comme série de référence, le diencéphale est représenté par douze niveaux distants de 180 μ .

Toutes les particularités signalées chez *C. russula* se retrouvent dans cette espèce. Les seules différences sont la présence d'un noyau supragéniculé, petit mais très net, et la situation du noyau périventriculaire postérieur qui forme, de façon encore plus accusée que chez *C. russula*, une masse importante dorsale au noyau infundibulaire. Le noyau paramamillaire (= intercalaire) est très différencié, ce qui semble être caractéristique des *Crocidurinae*.

c) CONCLUSIONS SUR LES SORICIDAE

L'organisation diencéphalique est très voisine chez les cinq espèces étudiées ; les quelques structures qui diffèrent ne sont pas

1°) *Tenrecinae*.

Les plans sagittaux de *Setifer* (Fig. 8) et de *Tenrec* (Fig. 9) sont très proches l'un de l'autre ; la différence la plus grande se trouve dans la forme du septum et de la lame terminale, très épais chez *Tenrec*, bien plus minces chez *Setifer*. Les bulbes olfactifs sont de grande taille, et leur surface de contact avec les hémisphères cérébraux est presque verticale. Les hémisphères eux-mêmes sont très différents de forme, mais comportent l'un et l'autre un corps calleux très petit et ne s'étendent pas vers l'arrière au-delà de l'épiphyse, laissant découvert tout le toit optique ⁽³⁾. Dans la lame terminale, la commissure rostrale, conformément à l'importance des bulbes olfactifs, est très développée. Les formations ventriculaires sont importantes, et la commissure moyenne relativement

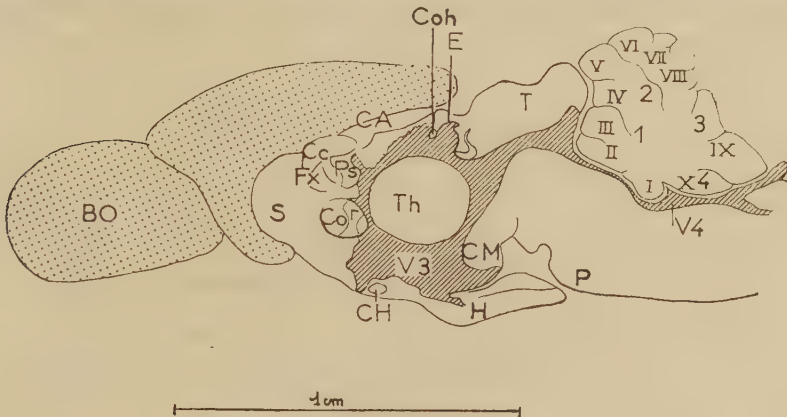


Fig. 9. — *Tenrec ecaudatus*. Plan sagittal médian. Aux caractères présents chez *Setifer*, il convient d'ajouter la complexité de la lobulation cérébelleuse.

petite, ce qu'on doit considérer ici comme l'indice d'un état primitif et non évolué. Le cervelet montre un degré de lobulation supérieur à celui des Soricidae, et cette lobulation est plus accusée chez *Tenrec* que chez *Setifer* ⁽⁴⁾. Sans doute ces variations tiennent-

⁽³⁾ Ce qui n'est pas le cas chez *Erinaceus*, contrairement à l'assertion de Le Gros Clark (1932 d).

⁽⁴⁾ Dans le dessin qu'ils donnent de *Tenrec*, Leche (1905) et Le Gros Clark (1932 d) figurent le vermis avec une lobulation simple, du type *Setifer*. Dräseke (1901) donne une image du plan sagittal médian peu différente de celle que j'ai figurée. Son étude est intéressante en ce qu'elle compare les études morphologiques faites sur les Insectivores au XIX^e siècle.

elles uniquement à des différences de taille somatique des espèces considérées ⁽⁵⁾.

2°) *Potamogalinae*.

Le plan sagittal médian de *Potamogale velox* montre une curieuse juxtaposition de caractères primitifs, analogues à ceux qui ont été vus chez les *Tenrecinae*, et de caractères plus évolués, certainement dus à l'adaptation de cette espèce à la vie semi-aquatique (Fig. 10).

Peuvent être considérés comme primitifs : la faible importance des hémisphères cérébraux, encore que bien plus développés que chez les *Tenrecinae* ; la surface de contact presque verticale des bulbes olfactifs avec les hémisphères ; la grande épaisseur du septum ; l'étendue des formations ventriculaires et la petitesse de

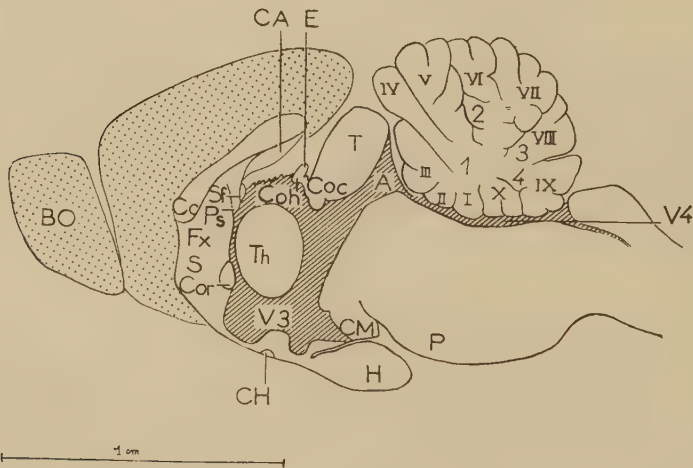


Fig. 10. — *Potamogale velox*. Plan sagittal médian. Remarquer le bulbe olfactif de petite taille et la lobulation poussée du vermis cérébelleux.

la commissure grise thalamique ; enfin l'orientation horizontale de l'hypophyse. Un certain nombre d'autres caractères, par contre, traduisent un stade phylogénétique plus avancé ; la lobulation du

⁽⁵⁾ L'influence de la taille somatique sur la lobulation cérébelleuse, masquant parfois le facteur taxonomique ou biologique, a été signalée par Leche (1905).

cervelet, par exemple, est due non à une plus grande taille somatique (*Tenrec* est plus gros que *Potamogale*), mais certainement au fait que l'animal vit dans un monde tridimensionnel. D'autres caractères ont trait au développement des formations télencéphaliques, et notamment des formations néocorticales. Le corps calleux atteint vers l'arrière le niveau de l'épiphyse ; les hémisphères cérébraux recouvrent le toit optique et n'en laissent apparaître qu'une faible partie. On note enfin chez cet animal un début de réduction des centres olfactifs ; les bulbes sont légèrement réduits, et la commissure rostrale surtout montre une surface de section bien plus petite que celle des *Tenrecinae*.

La différenciation de l'encéphale en relation avec la vie semi-aquatique est donc bien plus sensible chez *Potamogale* que chez *Neomys*. Avec l'étude de la troisième espèce semi-aquatique, *Galemys*, il sera possible de dégager les caractères liés à cette adaptation qui apparaissent dans le plan sagittal médian.

b) ARCHITECTONIQUE DU DIENCÉPHALE

1°) *Setifer setosus*.

Trois séries de coupes ont été étudiées :

- 931, transversale, 10 μ , colorations de Nissl et de Woelcke.
- 932, transversale, 10 μ , coloration de Nissl.
- 959, sagittale, 10 μ , colorations de Nissl et de Woelcke.

Dans la strie 931, prise comme référence, le diencéphale correspond à onze photogrammes distants de 350 μ en moyenne.

L'épithalamus fait suite à une strie médullaire massive, mais ne semble pas pour autant très développé. Son étendue antéropostérieure est moyenne (coupes 825-930) ; par contre, la strie médullaire conserve, au-dessus du noyau habénulaire latéral, un faisceau massif, qui participe à la commissure habénulaire, bien plus grosse que chez les *Soricidae*. L'épiphyse est de grande taille. Le noyau habénulaire médial, à petites cellules denses et colorées, n'a de limite vraiment franche qu'au contact du noyau paraventriculaire. Latéralement, il existe une zone de transition entre les deux noyaux habénulaires (Fig. 53). Le noyau habénulaire latéral, recouvert par la strie médullaire, est facile à délimiter des noyaux

parataenial puis médial, à grosses cellules clairsemées. Latéralement, il vient au contact du noyau central latéral, et postérieurement, de l'aire préteclale. Ces deux dernières formations ont des cellules de type histologique voisin de celles du noyau habénulaire latéral, et seules les coupes colorées au Woelcke permettent de tracer aisément leurs limites communes. Le faisceau rétroflexe de Meynert, issu de l'habénula, est bien développé.

Le groupe thalamique antérieur est faiblement indiqué. Il comporte les trois noyaux classiques, peu différenciés l'un de l'autre, sauf le noyau antérodorsal, individualisé par sa capsule de fibres, et réuni à son symétrique par une *pars reuniens* ; la distinction des noyaux antéroventral et antéromédial est difficile. Dans le groupe médial, le noyau parataenial est nettement individualisé entre la strie médullaire, le noyau paraventriculaire et le fornix. Il recouvre postérieurement les noyaux antérieurs, et forme avec son symétrique une *pars reuniens*, à cellules plus petites et plus denses. Le noyau médial, immédiatement postérieur, est peu développé ; il est fait de grosses cellules éparses, qui ne permettent aucune subdivision, si ce n'est une zone tout à fait périphérique, où les cellules sont orientées parallèlement à la lame médullaire interne. Vers l'arrière, le noyau médial passe au noyau parafasciculaire sans limite nette ; seules les coupes sagittales permettent de noter que les cellules de ce dernier sont plus petites et plus denses que celles du noyau médial. Le centre médian, tout à fait caractéristique, forme un tétraèdre limité en avant par le noyau central latéral, au-dessus par l'aire préteclale et le noyau postérieur, médialement par le noyau médial et le noyau parafasciculaire, latéralement et ventralement par les noyaux ventraux caudal et médial, en arrière par le noyau postérieur.

Les noyaux médians montrent la différenciation habituelle ; ils sont généralement développés assez loin de part et d'autre du plan médian, à l'exception du noyau submédial, de petite taille, qu'on ne peut séparer du noyau central en coupe sagittale médiane. Il y a peu de noyaux commissuraux : seuls les noyaux antérodorsal, antéromédial, parataenial et médial ont une *pars reuniens*.

Les noyaux dorsaux sont extrêmement petits. Dès son pôle antérieur, le noyau dorsal oral est recouvert par le ganglion géniculé latéral ; il n'y a donc pas de noyau dorsal superficiel. Le noyau dorsal caudal est bien plus développé que celui de *S. araneus*. Le caractère rudimentaire des noyaux dorsaux se retrouve

dans les noyaux ventraux. Le noyau ventral oral, assez postérieur, ne comporte que deux subdivisions ; la subdivision médiale est magnocellulaire, mais ne forme pas de *pars reuniens* (c'est le noyau submédial qui sépare les deux noyaux symétriques) ; la subdivision latérale est parvocellulaire. Le noyau ventral intermédiaire, très réduit, est néanmoins caractéristique, surtout en coupe sagittale. Postérieurement, on est surtout frappé par la grande taille du noyau ventral médial ; si ce noyau est le centre thalamique du goût, comme cela semble probable, il faut sans doute rapporter cette taille anormale au comportement des « Hérissons » au sens large (*Erinaceidae* et *Tenrecinae*), qui explorent le milieu qui les entoure par l'olfaction surtout, mais également avec la pointe de la langue.

Le noyau géniculé latéral dorsal est relativement grand (coupes 860-1030), malgré la petitesse des yeux de *Setifer* ; le noyau ventral est petit et passe insensiblement au noyau réticulé. Le ganglion géniculé médial (coupes 1030-1105), n'est pas très développé et ne forme pas vers l'arrière de protubérance accusée. Aire prétectale et noyau postérieur sont bien développés, sans offrir de particularité essentielle. Il en va de même des formations thalamiques ventrales. Le noyau réticulé ne montre pas de subdivisions architectoniques nettes ; il est surtout situé au contact des noyaux ventraux, et n'a pratiquement pas de frontière commune avec les noyaux dorsaux, eux-mêmes peu développés. La zone incertaine différencie au contact des pédoncules cérébraux un noyau péripédonculaire caractéristique.

Le noyau subthalamique est peu développé, mais de forme et de cytologie normales. Le noyau entopédonculaire, par contre, présente par quelques cellules éparses parmi les fibres des pédoncules cérébraux, est situé en avant du noyau subthalamique. Il se peut qu'il y ait migration de ces cellules, au cours de l'évolution, depuis leur origine probable (*pallidum*) vers le mésencéphale.

La région préoptique (coupes 760-860) et la région hypothalamique antérieure (coupes 860-930) sont très étendues. Le noyau suprachiasmatique, bien délimité et de forme ovoïde, est séparé de son symétrique par le troisième ventricule. Ni *Setifer* ni *Tenrec* ne montrent en effet, à l'inverse de *Potamogale*, de monticule suprachiasmatique. Les commissures supraoptiques sont étirées, en arrière du chiasma optique, jusqu'à la région de l'infundibulum.

Des noyaux magnocellulaires hypothalamiques, seul le noyau

supraoptique est très étendu (coupes 760-930), notamment dans la région préoptique ; il ne présente pas de *pars commissuralis* dorsale au chiasma optique.

La région infundibulaire est séparée de la région mamillaire par une aire médiale dont on ne trouve pas l'équivalent chez les autres Insectivores. Comme il n'existe pas chez *Setifer* de « noyau » prémamillaire, on peut qualifier cette aire tout entière de « prémamillaire ». Les noyaux infundibulaires (ventromédial, dorso-médial, infundibulaire et périventriculaire postérieur) sont normaux. Par contre, la région mamillaire est difficilement identifiable et de très faible étendue. Les noyaux mamillaire médial, mamillaire latéral situé ventralement, et paramamillaire (= intercalaire) sont tous trois réduits et histologiquement non différenciés ; seul le noyau supramamillaire est de type classique.

Le diencéphale de *Setifer* renferme donc un certain nombre de structures d'aspect primitif ; de plus, les masses nucléaires sont mal délimitées, parce que les caractéristiques histologiques de chaque noyau sont peu accusées. Notons le faible développement des noyaux antérieurs, du noyau médial, non individualisé du noyau parafasciculaire, des noyaux dorsaux dans leur ensemble, du noyau ventral oral et, dans l'hypothalamus, du corps mamillaire. De même, l'épithalamus, les noyaux médians et les aires hypothalamiques préoptique et antérieure présentent un grand développement qu'on peut tenir pour primitif.

2°) *Tenrec ecaudatus*.

Cette espèce ne comporte qu'une série transversale, 1005, 10 μ , coloration de Nissl. Aussi son étude sera-t-elle limitée à une comparaison avec *Setifer*, taxonomiquement voisin. La série comporte treize photogrammes, distants l'un de l'autre de 350 μ .

L'épithalamus (coupes 1127-1267) a les mêmes caractéristiques que celui de *Setifer* : strie médullaire puissante ; noyaux habénulaires médial et latéral mal différenciés l'un de l'autre ; commissure habénulaire de grande taille. Les noyaux antérieurs, conformément à l'assertion de Le Gros Clark (1932 d), sont petits et peu différenciés. Il n'y a pas de *pars reuniens* entre les noyaux antérodorsaux ; la différenciation histologique des noyaux antéroventral et antéromédial est faible, mais un espace libre de cellules

permet de les distinguer. Les deux noyaux antéromédiaux fusionnent faiblement dans le plan médian.

Les noyaux médiaux sont mieux différenciés que chez *Setifer*. Le noyau parataenial est remarquable par ses grandes cellules ; le noyau médial se distingue aisément, en arrière, du noyau parafasciculaire qui entoure un faisceau rétroflexe massif. Le noyau subparafasciculaire est, lui aussi, bien individualisé. Il n'en est pas de même du centre médian. Entre le noyau parafasciculaire et l'aire prétectale, il existe bien un triangle de cellules qui correspond par sa position au centre médian défini chez *Sorex* ; mais ses cellules ressemblent beaucoup, aussi bien par la taille que par la densité, à celles du noyau postérieur immédiatement caudal.

Les noyaux médians sont moins étendus latéralement que chez *Setifer*. Il est difficile de délimiter le noyau submédial du noyau ventral oral médial ; on comprend ainsi que, chez certaines espèces, les auteurs aient pu confondre ces deux formations.

Au niveau des noyaux antérieurs, juste en avant de la protubérance formée par le ganglion géniculé latéral, le noyau dorsal fait saillie dans le ventricule ; on peut tenir cette région pour le noyau dorsal superficiel. Les autres noyaux dorsaux sont mieux développés que chez *Setifer*, notamment le noyau dorsal caudal. Cette différenciation plus nette se retrouve également dans les noyaux ventraux. Le noyau ventral oral est très accusé et comporte une *pars medialis* ; le noyau ventral caudal forme, juste avant le passage du faisceau rétroflexe, une *pars reuniens* dans le plan médian.

Le noyau géniculé latéral ventral est de grande taille. Le ganglion géniculé médial est fort développé et forme vers l'arrière une protubérance accusée. Plus encore que chez *Setifer*, on note chez *Tenrec* un noyau réticulé très épais, caractère certainement primitif ; il existe une certaine différenciation histologique, et l'on peut identifier notamment une portion polaire à grandes cellules plus denses et plus intensément colorées. Le noyau péripédonculaire, comme chez *Setifer*, est bien individualisé. Le noyau subthalamique est net et relativement étendu (coupes 1302-1372).

Les caractères de l'hypothalamus sont en tous points ceux relevés chez *Setifer* : régions préoptique et hypothalamique antérieure très étendues ; noyau suprachiasmatique sans *pars reuniens* ; région infundibulaire normale séparée de la région mamillaire par une grande « aire prémamillaire » sans condensations en noyaux

individualisés. La région mamillaire proprement dite est mieux différenciée que chez *Setifer* ; la distinction des noyaux mamillaires médial et latéral et du noyau supramamillaire est aisée ; il n'y a pas de noyau paramamillaire (= intercalaire).

Les noyaux magnocellulaires méritent une mention spéciale. Ils sont très étendus orocaudalement (coupes 1092-1232), et comportent des masses nucléaires supplémentaires qu'on doit considérer comme des noyaux paraventriculaires accessoires (Fig. 55). Le noyau supraoptique forme, vers le milieu de la région préoptique, une petite bande superficielle située à la limite latérale de l'hypothalamus. Cette zone s'épaissit rapidement jusqu'à comporter une dizaine de couches de cellules, puis, à la limite de la région préoptique et de la région hypothalamique antérieure, elle est liée par des trainées cellulaires au noyau paraventriculaire ⁽⁶⁾. Vers l'arrière, le noyau supraoptique comporte une partie latérale, ventrale au tractus optique, et une partie commissurale intercalée entre le tractus optique et les commissures supraoptiques, unie à sa symétrique. Cette partie commissurale se poursuit caudalement jusqu'au niveau du noyau infundibulaire. Le noyau paraventriculaire apparaît au même niveau que le noyau suprachiasmatique ; il comporte une partie juxtaventriculaire, faite de cellules petites, une partie ventrolatérale, liée par des trainées cellulaires au noyau supraoptique, et une partie dorsale horizontale qui se poursuit seule vers l'arrière (l'homologue du noyau filiforme).

3°) *Potamogale velox*.

Deux séries de cette espèce ont été étudiées :

- 240, transversale, 20 μ , colorations de Nissl et de Woelcke.
- 357, sagittale, 20 μ , coloration de Nissl.

La série transversale comporte, pour le diencéphale, onze photographes distants l'un de l'autre de 600 μ .

L'épithalamus, court orocaudalement (coupes 525-615), comporte une strie médullaire faible, une commissure habénulaire bien marquée, une très petite épiphyse, et un faisceau rétroflexe massif et dense. Les deux noyaux habénulaires sont, à l'inverse de

⁽⁶⁾ Gomez-Bosque, Benito-Arranz et Santamaria-Arnaiz ont décrit chez le Cobaye (1959), sous le nom de *Nucleus rotundus*, un noyau paraventriculaire accessoire homologue de celui de *Tenrec*.

ceux des Tenrecidae, très nettement individualisés. Le groupe thalamique antérieur semble volumineux ; le noyau antérodorsal forme un croissant dorsal au noyau antéroventral, et comporte en arrière une *pars reuniens*. Les noyaux antéroventral et antéromédial sont bien développés. Leurs caractères histologiques sont voisins, mais on peut aisément les séparer grâce à un espace sans cellules où viennent se concentrer les fibres du tractus mamillo-thalamique. Du groupe médial, retenons la petite taille du noyau médial et son caractère parvocellulaire ; ses cellules sont du même ordre de grandeur que celles des noyaux intralamellaires voisins, qui se distinguent par leur densité plus forte et leur orientation parallèle aux fibres de la lame médullaire moyenne. Les formations parafasciculaires sont petites, mais caractéristiques.

Dans les formations médianes, on peut noter un noyau inter-médial (= rhomboïde) mal délimité du noyau parataenial réunien, auquel il fait suite ; un noyau central important ; un noyau sub-médial très net, mais limité à la région médiane ; enfin et surtout, un noyau réunien peu étendu latéralement et de faible épaisseur.

Les noyaux dorsaux sont très volumineux, surtout par rapport à ceux des Tenrecinae. Ils forment en avant une protubérance très accusée, dont la partie superficielle est ensuite recouverte par le ganglion géniculé latéral. La subdivision du groupe dorsal en noyaux élémentaires est difficile chez *Potamogale*, même en vue sagittale ; seul, le noyau dorsal caudal, situé superficiellement entre l'aire prétectale et le ganglion géniculé médial, se reconnaît aisément à ses cellules plus petites et plus denses. Les noyaux ventraux sont bien développés. Le noyau ventral caudal, de grande taille, passe presque sans transition vers l'arrière au ganglion géniculé médial. Si le ganglion géniculé latéral, centre optique primaire, est peu développé (il ne comprend guère que quelques couches cellulaires plaquées sur les noyaux latéraux), par contre, le ganglion géniculé médial est très massif ; on peut aisément y distinguer une grande zone marginale à cellules denses, et une zone centrale (en fait, ventromédiale), à cellules bien plus éparses. Il n'y a pas de noyau supragéniculé. Le ganglion géniculé médial est si volumineux que son pôle caudal atteint la région caudale de la corne d'Ammon et vient en contact direct avec le tubercule quadrijumeau antérieur, sans interposition de l'aire prétectale réduite ; en profondeur, un triangle de cellules représente le noyau prétectal profond ou noyau postérieur ; ce dernier accompagne

le ganglion géniculé médial sur sa face interne jusqu'à son extrémité caudale.

Le noyau réticulé comporte une région polaire très nettement différenciée ; plus en arrière, il acquiert sa structure typique, avec ses cellules irrégulièrement distribuées au milieu de paquets de fibres ; la région médiale a un aspect différent : s'agit-il du noyau réticulé ventral décrit par certains auteurs, ou du pôle oral de la zone incertaine ? Le noyau réticulé est très épais chez *Potamogale* et passe insensiblement à la zone incertaine. Par suite de la pénétration marquée du ganglion géniculé médial dans le mésencéphale, la partie caudale du noyau réticulé est, elle aussi, reportée loin en arrière. On ne peut mettre en évidence de noyau péripédonculaire.

Les formations subthalamiques sont rudimentaires ; le noyau subthalamique forme un petit amas cellulaire sans capsule visible à la surface interne des pédoncules cérébraux. Dans l'épaisseur de ces derniers, quelques grosses cellules représentent, non le noyau entopédonculaire, mais le pôle caudal du pallidum.

Comparées à leur équivalent chez les Tenrecinae, les formations préoptiques et hypothalamiques antérieures sont peu développées ; on distingue aisément le noyau interstitiel de la commissure rostrale, absent chez les Tenrecinae. Le noyau suprachiasmatique est fait de cellules très colorées, très denses, et agencées en une masse ovoïde séparée des aires environnantes par une capsule bien marquée. Ni le noyau supraoptique, ni le noyau paraventriculaire ne se prolongent très loin dans la région préoptique ; ils ne dépassent pas, vers l'avant, le pôle oral du noyau suprachiasmatique. Le noyau supraoptique ne comporte pas de *pars commissuralis*.

Les noyaux de la région infundibulaire sont bien développés dès la fin du monticule suprachiasmatique ; il n'y a pas d' « aire prémamillaire » comme chez les Tenrecinae, et le corps mamillaire commence au niveau de la fusion du noyau dorsomédial avec le noyau périvericulaire postérieur. Le noyau ventromédial n'est pas plus volumineux que le noyau dorsomédial. Noyaux prémamillaire et paramamillaire (= intercalaire) sont tout à fait superficiels. Le noyau mamillaire médial, qui forme la plus grande partie du corps mamillaire, est nettement encapsulé et recouvert d'un noyau supramamillaire épais. L'aire dorsale ne s'étend pas vers

l'avant au niveau du noyau paraventriculaire ; ce dernier est au contact direct du noyau réunien.

On peut conclure que *Potamogale* montre, par rapport aux Tenrecinae voisins, un certain nombre de caractères « évolués », c'est-à-dire traduisant un stade phylogénétique plus avancé. Les masses nucléaires sont nettes et, dans l'hypothalamus, le volume occupé par les aires indifférenciées est réduit. Il est probable que l'essentiel de ces différences est dû à l'adaptation à la vie aquatique. On sait en effet (Stephan et Bauchot, 1959) que cette adaptation entraîne à la fois un indice de céphalisation et un indice néocortical plus élevés. De ce développement néocortical, il faut rapprocher l'importance des groupes antérieur et dorsal. Un autre caractère qui semble lié à ce mode de vie est la grande taille du ganglion géniculé médial (meilleure audition sous l'eau). Enfin, *Potamogale* étant le seul Insectivore chez lequel on puisse observer un début de réduction des centres olfactifs, ce dernier fait n'est sans doute pas sans rapports avec la petite taille de la strie médullaire, ou celle des aires préoptiques et hypothalamiques antérieures.

c) CONCLUSION SUR LES TENRECIDAE

Bourlière et Heim de Balsac (1955) réunissent dans la même famille Tenrecinae, Oryzorictinae et Potamogalinae. L'étude succincte de l'encéphale et de l'architecture diencéphalique de deux Tenrecinae et de *Potamogale* montre de façon évidente qu'en ce qui concerne le système nerveux central, la séparation des Potamogalinae en une famille distincte est justifiée. Ces animaux, par leur adaptation biologique poussée, acquièrent des modifications nerveuses de grande amplitude vis-à-vis des Tenrecinae terrestres. Les modifications les plus apparentes sont : l'augmentation de l'indice néocortical et la poussée des noyaux thalamiques associatifs ; la grande taille du ganglion géniculé médial ; enfin la réduction des centres olfactifs primaires. Il y a si peu de caractères communs dans les encéphales de ces deux tribus qu'il me faudra toujours distinguer par la suite Potamogalinae et Tenrecinae.

moins découvert que chez les Tenrecinae, à la fois parce qu'il est plus réduit, et parce que le pôle occipital des hémisphères s'étend loin vers l'arrière (sans que le corps calleux ait suivi), avec réa-lisation d'une longue Lamina tectoria ; le cervelet enfin montre encore un peu plus de complexité que chez *Tenrec* (sans atteindre le niveau de lobulation de *Potamogale*). En résumé, le cerveau d'*Erinaceus* montre beaucoup de caractères primitifs, mais à un degré moindre que chez *Tenrec* (Fig. 11). On peut d'ailleurs se faire une idée approchée du caractère « primitif » de ces encé-phales en utilisant le rapport de la longueur totale de l'encéphale (du pôle oral du bulbe olfactif au pôle caudal du vermis cérébel-leux) à sa hauteur maximum. L'utilisation de cet indice à l'inté-rieur de l'ensemble des Insectivores donnerait lieu à des résultats fantaisistes, mais si on l'applique aux représentants des trois familles jusqu'ici étudiées, les valeurs qu'on obtient sont satisfai-santes :

Te : 2,89 Se : 2,54 Er : 2,40 Sa : 2,01 Cr : 1,95 Po : 1,77

b) ARCHITECTONIQUE DU DIENCÉPHALE ⁽⁸⁾

Trois séries de coupes du cerveau d'*Erinaceus europaeus* ont été étudiées :

- 428, transversale, 20 μ , colorations de Nissl et de Woelcke.
- 518, sagittale, 10 μ , colorations de Nissl et de Woelcke
- 939, transversale, 10 μ , colorations de Nissl et de Woelcke.

Dans la série de référence 939, le diencéphale est représenté par treize photogrammes distants l'un de l'autre de 420 μ .

L'épithalamus (coupes 1234-1415) est assez bien développé oro-caudalement, mais ses deux noyaux constituants sont peu nets. La commissure habénulaire est importante, et l'épiphyse de grande taille ; le faisceau rétroflexe est puissant et massif.

Le groupe antérieur correspond au type normal, malgré l'asser-tion de Le Gros Clark (1929 b), qui affirmait n'y pas pouvoir dis-tinguer de noyau antérodorsal. En fait, ce noyau apparaît en avant des deux autres noyaux antérieurs, entre les fibres de la strie médullaire et le noyau parataenial ; ses cellules sont un peu plus

⁽⁸⁾ Neiding (1911) donne une description succincte du diencéphale d'*Eri-naceus*. Il n'identifie ni les noyaux antérieurs ni le noyau médial. Sa descrip-tion comporte au total seize noyaux.

petites, nettement plus colorées et plus denses que celles du noyau paralaenial ; vers l'arrière, au niveau du noyau antéroventral, il s'estompe et disparaît ; il ne couvre donc pratiquement pas les autres noyaux comme d'une coiffe, et ne forme pas de *pars reuniens*. Les noyaux antéroventral et antéromédial sont assez massifs en coupe transversale, mais courts sagittalement. Très net chez *Potamogale* et un peu marqué chez *Setifer*, le tractus mamillothalamique de Vicq d'Azyr est, chez *Erinaceus* comme chez *Tenrec*, pratiquement indiscernable en coupes transversales. En coupe parasagittale, on trouve, au milieu des noyaux ventraux, un feutrage de fibres périventriculaires un peu plus denses qu'ailleurs ; chez les Insectivores les plus primitifs, le faisceau mamillothalamique ne s'est donc pas encore isolé anatomiquement du système périventriculaire dont il n'est, semble-t-il, qu'une spécialisation. La différenciation du faisceau de Vicq d'Azyr indique que, chez les Mammifères de la lignée Insectivores-Primates, corps mamillaire et noyaux antérieurs acquièrent une importance fonctionnelle accrue.

Les noyaux du groupe médial ont un développement normal chez *Erinaceus*. Les noyaux parafasciculaires sont assez développés mais peu différenciés histologiquement, comme chez *Setifer*. Les noyaux médians sont très puissants ; le noyau submédial notamment forme, sous le noyau central médian et entre les noyaux ventraux intermédiaires, une masse globuleuse impaire dont les cellules, bien que plus petites et plus denses que celles du noyau ventral intermédiaire voisin, passent insensiblement à ce dernier.

Les noyaux dorsaux sont peu importants, à l'exception du noyau dorsal caudal ; si ce dernier a effectivement des connexions optiques, il faut rapprocher sa grande taille de celle du ganglion géniculé latéral, et se souvenir que les Hérissons sont les mieux pourvus des Insectivores microoptiques (Bauchot et Stephan, 1961). Dans le groupe ventral, signalons la grande étendue du noyau ventral médial (coupes 1338-1456), qui succède immédiatement au noyau ventral oral et forme vers l'arrière un appendice ventral entourant les fibres mamillothalamiques peu après leur sortie du corps mamillaire (Fig. 56). Le noyau ventral caudal est surtout développé latéralement ; il n'est présent, entre les noyaux médial et ventral médial, que par une petite bande de cellules formant, dans la Commissura media, une *pars reuniens*. Les cellules du ganglion géniculé médial passent progressivement, en avant, à celles

du noyau ventral caudal ; plus en arrière, le ganglion géniculé médial est bien caractérisé et offre en coupe transversale une section circulaire qui se poursuit jusqu'au niveau du noyau rouge.

Le noyau réticulé est particulièrement épais, mais constitué de cellules très lâches ; sa distinction de la zone incertaine est aisée chez *Erinaceus*, par suite des grandes différences histologiques entre les deux noyaux. Caudalement, la zone incertaine différencie un petit noyau péripédonculaire.

Le noyau subthalamique est petit et peu différencié. Quelques cellules éparses dans la portion diencéphalique caudale des pédoncules cérébraux représentent le noyau entopédonculaire.

Aires préoptiques et hypothalamiques antérieures sont, comme chez les Tenrecinae, fort développées chez le Hérisson, de même que le noyau interstitiel de la strie terminale. Le noyau supra-chiasmatique est faiblement indiqué et séparé de son symétrique par la lumière du troisième ventricule. Le noyau supraoptique (coupes 1146-1374) et le noyau paraventriculaire (coupes 1187-1266) sont de faible taille et mal différenciés. Les noyaux du Tuber ⁽⁹⁾ sont normaux ; ils sont suivis d'une aire prémamillaire assez étendue, dans laquelle une condensation ventrale superficielle représente certainement l'ébauche du noyau décrit chez l'espèce-type.

Le corps mamillaire est assez bien individualisé ; les noyaux mamillaires médial et latéral sont de faible importance, mais les formations juxtamamillaires, noyaux paramamillaire et supra-mamillaire, sont nettes et étendues ⁽¹⁰⁾.

c) CONCLUSION SUR LES ERINACEIDAE

Le diencéphale de *Erinaceus* montre les mêmes caractères primitifs que ceux des genres déjà étudiés. Seule une analyse quantitative permettra donc de juger des places relatives qu'occupent, parmi les Insectivores, les Tenrecinae, les Soricidae terrestres et les Erinaceidae.

⁽⁹⁾ Je n'ai pu identifier le Nucleus tuberis signalé chez *Erinaceus* par Spiegel et Zweig (1917).

⁽¹⁰⁾ A la nomenclature près, la description qu'a donnée J. Rose en 1940 de la région mamillaire chez le Hérisson est très bonne, très détaillée, et il n'est donc pas utile de la reprendre.

D) TALPIDAE

Des cinq tribus que comprend cette famille ⁽¹¹⁾, je ne possède que deux représentants, la Taupe européenne, tribu des Talpinae, animal terrestre et fouisseur, et le Desman des Pyrénées, tribu des Desmaninae, dont l'adaptation à la vie semi-aquatique est intermédiaire entre le stade rudimentaire de *Neomys* et le stade très poussé de *Potamogale*.

a) PLAN SAGITTAL MÉDIAN

En vue sagittale médiane, les cerveaux de *Talpa europaea* (Fig. 12) et de *Galemys pyrenaicus* (Fig. 13) montrent de grandes

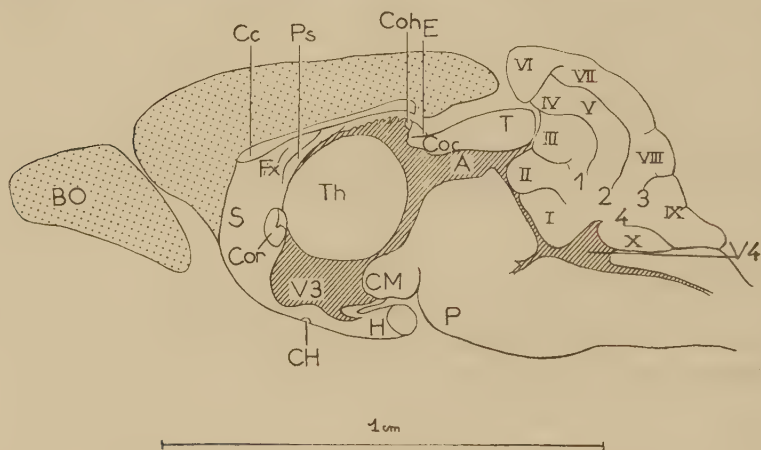


Fig. 12. — *Talpa europaea*. Plan sagittal médian. Remarquer l'allongement du corps calleux.

similitudes. Cerveau postérieur, cervelet, toit optique, région hypothalamique et septum sont identiques. Le degré de lobulation du cervelet est à peu près comparable à celui de *Erinaceus*, et un peu

⁽¹¹⁾ Le Gros Clark (1932 d) étudie, outre la Taupe, à laquelle il consacre quelques remarques architectoniques, *Scalops aquaticus* (Tribu des Scalopinae). Description et illustrations semblent indiquer chez cette dernière espèce un degré d'évolution inférieur à celui de *Galemys* ; bulbe olfactif et commissure rostrale sont plus développés, et le néocortex bien moins étendu. La lobulation du vermis atteint un degré de complication comparable.

plus poussé chez *Galemys* que chez *Talpa*. Mais cette lobulation est loin d'atteindre la complexité observée chez *Potamogale*. Comme *Neomys* diffère peu à cet égard des Soricinae terrestres, on peut en déduire que la lobulation du vermis est sans rapport avec l'adaptation incomplète à la vie semi-aquatique des Crossopes et des Desmans.

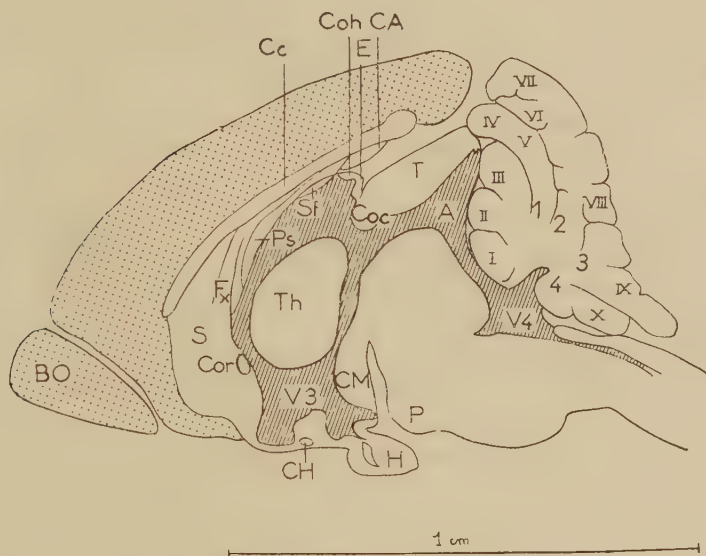


Fig. 13. — *Galemys pyrenaicus*. Plan sagittal médian. Remarquer la petitesse du bulbe olfactif et l'élévation du cerveau.

Les différences essentielles entre ces deux cerveaux concernent le télencéphale. Le rapport des structures néocorticales aux structures rhinencéphaliques est plus élevé chez *Galemys* que chez *Talpa*. On le voit immédiatement à la taille des bulbes olfactifs et de la commissure rostrale. On le voit aussi aux hémisphères cérébraux qui, chez le Desman, non seulement atteignent vers l'arrière le cervelet, mais recouvrent en avant la région septale. Il en résulte un aspect tout différent du cerveau qui apparaît plus « élevé » chez *Galemys* ; la comparaison du rapport de la longueur totale de l'encéphale à sa hauteur maximum le montre immédiatement :

Talpa : 2,45

Galemys : 1,71

L'adaptation à la vie semi-aquatique se traduit donc chez *Galemys* par une augmentation des centres isocorticaux, eux-mêmes responsables en grande partie de l'augmentation de l'indice de céphalisation. Des trois structures visibles dans le plan sagittal médian dont les modifications sont probablement liées à cette adaptation biologique (réduction des centres olfactifs, complication de la lobulation cérébelleuse, accroissement des centres néocorticaux et du corps calleux), seule la dernière est commune aux trois genres étudiés. On ne trouve ni chez *Neomys* ni chez *Galemys* les particularités rencontrées chez *Potamogale*.

b) ARCHITECTONIQUE DU DIENCÉPHALE

1°) *Talpa europaea*.

Plus que tout autre, le diencéphale de *Talpa* est semblable dans ses grandes lignes à celui de *Sorex araneus*. Il a déjà fait l'objet d'une description approfondie (Bauchot, 1959). On peut considérer que la Taupe représente l'état moyen de développement des Insectivores, à l'exception de quelques structures particulières, les centres optiques par exemple.

Comparé au type, le diencéphale de la Taupe offre les particularités suivantes :

- le noyau médial se subdivise en une partie principale à cellules moyennes et une partie latérale à cellules plus petites ;
- le noyau submédial offre une taille intermédiaire entre son grand développement latéral chez *S. araneus* et son confinement au plan médian chez les autres espèces ;
- le complexe latéral est bien développé ;
- le ganglion géniculé latéral est extrêmement réduit ;
- la faible taille du noyau supraoptique doit être rapprochée de la réduction hypophysaire ;
- le corps mamillaire est bien différencié ; J. Rose (1940) en a donné, à la nomenclature près, une bonne description.

2°) *Galemys pyrenaicus*.

Deux séries de cette espèce ont été étudiées :

- 935, sagittale, 10 μ , colorations de Nissl et de Woelcke.
- 936, transversale, 10 μ , colorations de Nissl et de Woelcke.

La série transversale comporte onze photogrammes diencéphaliques distants l'un de l'autre de 350 μ .

L'épithalamus est peu développé ; la strie médullaire afférente est faible, et les noyaux habénulaires médial et latéral sont peu étendus (coupes 590-730). Le noyau habénulaire médial se subdivise en une partie paraventriculaire, faite de cellules moins denses et moins intensément colorées que celles de la partie latérale ou ventrale ; la commissure habénulaire est très mince ; par contre, le faisceau rétroflexe est de taille normale.

Les noyaux antérieurs sont très bien individualisés. Le noyau antérodorsal forme un triangle de cellules appuyé médialement sur le noyau habénulaire latéral, dorsalement sur le noyau dorsal superficiel et ventrolatéralement sur le noyau antéroventral. Une capsule de fibres très nette l'entoure ; la densité et la colorabilité de ses cellules sont grandes. Le noyau antéroventral, celui des trois noyaux antérieurs qui est le plus étendu, est lui aussi entouré d'une capsule nette, même vis-à-vis du noyau antéromédial. Sa forme générale est celle d'un ovale à grand axe oblique. Le noyau antéromédial, plus facile à délimiter du noyau parataenial que du noyau ventral oral qui lui fait suite, n'est pas encapsulé, et ses cellules sont plus petites et plus denses que les formations voisines. Il n'existe pas de *pars reuniens* entre les deux antérodorsaux ; celle qui relie les antéromédiaux est très petite.

Le noyau parataenial est discret ; ses cellules sont de taille moyenne ; la *pars reuniens* est assez développée, et faite de cellules du même type. Le noyau médial est séparé de son symétrique dans toute sa région antérieure par un noyau intermédiaire (= rhomboïde) net. Les formations parafasciculaires sont très développées : le noyau parafasciculaire se reconnaît à ses cellules denses, sombres, concentriques au faisceau rétroflexe ; le noyau subparafasciculaire, dont les cellules sont orientées horizontalement au milieu de fibres de passage, prolonge en arrière la lame médullaire externe ; le centre médian enfin forme une masse latérale au noyau parafasciculaire, dans laquelle on peut distinguer une zone médiale à petites cellules denses, et une zone latérale plus étendue à cellules moyennes plus éparses. C'est chez les Talpidae que l'histologie du centre médian se rapproche le plus de celle des Primates.

Tous les noyaux médians sont présents, mais peu développés ;

parmi eux, le noyau submédial est le plus réduit ; si ce noyau représente, comme l'admettent certains auteurs, le noyau rotond des Reptiles, *Galemys* offre une réduction vraiment très poussée de son équivalent mammalien. Le noyau central médian et les noyaux intralamellaires, par contre, sont bien développés.

Des noyaux dorsaux, seul le composant oral est très développé. Au niveau du plus grand développement du groupe antérieur, il occupe toute la surface située entre le sillon épithalamo-thalamique et la strie terminale ; on peut y distinguer une partie superficielle (Dsf) et une partie profonde (Do), mais l'homologie de ces parties aux noyaux homonymes de l'Homme n'est pas certaine. Au niveau de la commissure habénulaire, le noyau dorsal intermédiaire apparaît en profondeur ; il est caractérisé, comme chez *Talpa*, par des cellules petites, denses et colorées. Il est suivi presque aussitôt du ganglion géniculé médial, et recouvert par le noyau dorsal caudal, très réduit.

La grande hauteur du cerveau de *Galemys* retentit également sur l'architectonique du diencéphale, mais il semble que la déformation n'ait agi que dans la portion diencéphalique caudale (Fig. 57). Le noyau ventral oral est normal par sa forme et ses rapports de voisinage ; il lui fait suite un noyau ventral intermédiaire mince, latéral au noyau submédial. Le noyau ventral médial est très petit ; le noyau ventral caudal enfin est le plus déformé par cet aplatissement orocaudal des centres diencéphaliques (coupes 695-800) ; son pôle oral est médial et réalise la *pars reuniens* située entre le noyau médial réunionien et le noyau interventral ; plus en arrière, il devient plus latéral et reste ventral au ganglion géniculé médial, jusqu'à son extrémité caudale.

Le ganglion géniculé latéral est exceptionnellement petit, plus petit peut-être que celui de la Taupe. Les yeux des Desmans, bien que très petits, sont pourtant visibles ; il n'y a donc, entre la microptie et la cécité, qu'une différence quantitative faible. Le ganglion géniculé médial est par contre très développé (coupes 730-870), comme chez *Neomys* et *Potamogale*. Le grand développement du centre auditif thalamique et l'adaptation à la vie semi-aquatique semblent donc liés ; à cette grande taille, il faut ajouter une différenciation histologique en une zone centrale à cellules denses et une zone dorsomédiale à cellules plus éparses. Le groupe prétectal est peu développé.

Le caractère le plus typique du thalamus ventral est l'aplatissement du noyau réticulé, qu'on retrouve chez les Mammifères plus évolués. Toujours mince par rapport à ses autres dimensions, le noyau réticulé ne s'épaissit guère que dans sa portion caudale. La zone incertaine, également mince, différencie caudalement un noyau péripédonculaire. Le noyau subthalamique est très accusé, enveloppé d'une capsule de fibres très nette, et formé de cellules qui frappent par leur forte densité et leur grande colorabilité. Ce noyau est situé au niveau exact du noyau mamillaire latéral.

Dans la région préoptique, on peut aisément identifier un noyau préoptique antérieur (= noyau interstitiel de la commissure rostrale), rare chez les Insectivores. Le noyau interstitiel de la strie terminale est peu développé. Le noyau suprachiasmatique forme, en coupe transversale, une figure curieuse en tête d'antilope (Fig. 54) ; les portions ventrales sont soudées dans le plan médian, tandis que les portions dorsales s'étendent, de part et d'autre du troisième ventricule, vers le noyau paraventriculaire. La portion horizontale (ou filiforme) de ce dernier est fugitive et faite de cellules éparées.

La région infundibulaire est très courte ; elle correspond à une diminution brusque de la taille du noyau périfornical. Les noyaux ventromédial, dorsomédial, infundibulaire et périventriculaire postérieur ont des rapports de voisinage normaux et se poursuivent caudalement sous le corps mamillaire. La grande taille de ce dernier est un des traits caractéristiques de l'hypothalamus de *Galemys*. Le noyau mamillaire latéral, situé en avant, a des cellules très denses et très colorées. Sous le noyau mamillaire médial, une mince couche cellulaire peut être homologuée à un noyau pré-mamillaire. Une autre condensation cellulaire, plus faible, dorsale à la première, correspondrait à un second noyau prémamillaire. Le noyau paramamillaire (= intercalaire), superficiel, occupe l'emplacement situé entre le noyau périventriculaire postérieur et le noyau mamillaire médial. Le noyau supramamillaire est surtout caudal et comporte quelques très grosses cellules. Le noyau mamillaire médial enfin, très diversifié, comporte quatre régions qu'on peut appeler médiane, médiale, postérolatérale et postéromédiale ; seule la partie postérolatérale, elle-même subdivisible, n'est pas unie à sa symétrique à travers le plan médian (Fig. 58).

c) CONCLUSION SUR LES TALPIDAE

Par sa structure diencéphalique, *Talpa* diffère peu du type décrit précédemment. De même, entre la Taupe et le Desman, adapté à la vie semi-aquatique, il y a peu de différences qualitatives. Les modifications qu'on pourra mettre en évidence chez *Galemys*, par l'analyse quantitative, ne seront que des variations en plus ou en moins qu'il sera intéressant de comparer avant tout à *Talpa*. On peut cependant mettre en lumière la différenciation plus poussée de certains noyaux (mamillaire médial, par exemple), ou la meilleure définition cytologique acquise par d'autres (antéro-dorsal, antéroventral, subthalamique). L'accroissement considérable du néocortex chez *Galemys* se traduit donc, non par l'apparition de structures diencéphaliques nouvelles, mais par la complication et l'accroissement des structures en place. Selon toute vraisemblance d'ailleurs, c'est le cortex qui a suivi les différenciations du thalamus, et non l'inverse.

E) CHRYSOCHLORIDAE

De cette famille, apparemment homogène tant par la biologie de ses représentants que par leur morphologie, j'ai étudié deux espèces : *Chlorotalpa stuhlmanni*, provenant du Congo belge, et *Chrysochloris asiatica*, d'Union Sud-Africaine.

a) PLAN SAGITTAL MÉDIAN (Fig. 14)

Le plan sagittal médian de *Chlorotalpa* a fait l'objet d'une description détaillée (Stephan et Bauchot, 1960). De *Chrysochloris*, je n'ai qu'une série de coupes transversales, à partir de laquelle la reconstruction du plan sagittal médian a permis de constater qu'il diffère peu de celui de *Chlorotalpa* ⁽¹²⁾.

Le caractère le plus frappant est le raccourcissement ventral

⁽¹²⁾ Le Gros Clark (1932 d) a donné, après Leche (1905), une description et des illustrations du cerveau de *Chrysochloris hottentota*. Le degré de lamination du cervelet est comparable à celui de *Chlorotalpa*, et les autres structures sont très peu différentes.

du cerveau ; de ce fait, le bulbe olfactif, volumineux, est proche du pont, et l'hypophyse est reportée en arrière du mésencéphale. Le cerveau montre une grande convexité dorsale, qui rappelle un peu celle de *Galago*. En fait, la convexité de ces deux cerveaux n'est pas comparable. Chez *Galago*, c'est le néocortex qui s'étend et

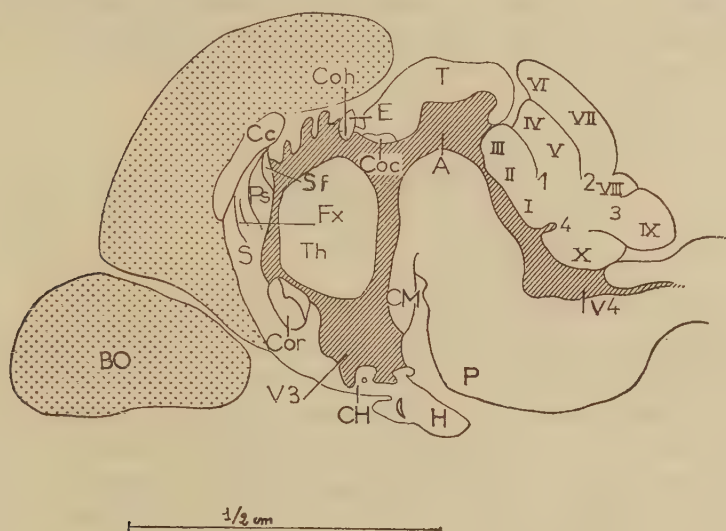


Fig. 14. — *Chlorotalpa stuhlmanni*. Plan sagittal médian. Remarquer la courbure anormale du prosencéphale.

recouvre de toutes parts la base du cerveau ; chez *Chlorotalpa*, le néocortex est peu étendu ; c'est le télencéphale tout entier qui a basculé vers l'avant. Si l'on compare cette dernière espèce à *Tenrec* (qui lui est comparable par certains caractères : grande taille du bulbe olfactif, toit optique non recouvert), on constate que l'axe télencéphalique fait avec l'axe encéphalique un angle de 28° chez *Tenrec*, pour un angle de 71° chez *Chlorotalpa*. Cette déformation est certainement liée à l'adaptation à la vie fouisseuse (mais on n'observe rien de semblable chez les Talpidae⁽¹³⁾). Autre conséquence de cette distorsion, les formations ventriculaires hypothalamiques sont déplacées vers l'arrière, le récessus préoptique en particulier. Autres caractères du plan sagittal médian : le corps

⁽¹³⁾ Les Chrysochloridae (Leche, 1905) fouissent en effet en « poussant de la tête », et non avec les membres antérieurs, comme les Talpidae. Spatz et Stephan (1961) ont consacré une note à ce problème.

calleux est court et presque vertical ; une longue Lamina tectoria sépare l'organe subfornical de la région épiphysaire ; la commissure rostrale, importante, est surmontée d'un récessus ventriculaire net (Récessus supracommissuralis) ; la commissure grise est de grande taille ; le corps mamillaire est séparé de la région infundibulaire par une longue lamelle épendymaire ; le tegmentum très élevé, forme un angle droit avec la moelle allongée ; le cervelet enfin, très simple, rappelle celui des Soricidae.

b) ARCHITECTONIQUE DU DIENCÉPHALE

1°) *Chlorotalpa stuhlmanni* ⁽¹⁴⁾.

Trois séries de cette espèce ont été étudiées :

- 206, transversale, 10 μ , colorations de Nissl et de Woelcke.
- 207, sagittale, 10 μ , colorations de Nissl et de Woelcke.
- 211, transversale, 10 μ , colorations de Nissl et de Woelcke.

La déformation encéphalique est telle chez *Chlorotalpa* que la série 206, coupée normalement (plans perpendiculaires au grand axe du cerveau), donne des images inhabituelles, les zones dorsales étant plus antérieures que les zones ventrales (Fig. 15). Pour retrouver des coupes transversales normales, on a réalisé le plan de coupe de la série 211, dans laquelle les masses nucléaires du thalamus et de l'hypothalamus apparaissent à peu près simultanément. C'est pourquoi la description qui suit se rapporte uniquement à la série 211, dont le diencéphale est représenté par douze photogrammes distants l'un de l'autre de 240 μ .

L'épithalamus est bien développé (coupes 480-600). Strie médullaire, commissure habénulaire et épiphyse sont des formations bien marquées. Le noyau habénulaire médial est facile à délimiter, et toujours séparé de son symétrique par le noyau paraventriculaire. Le noyau habénulaire latéral est très étendu latéralement, jusqu'à la saillie du ganglion géniculé latéral.

⁽¹⁴⁾ Dans les quelques remarques architectoniques données sur *Chrysochloris hottentota*, Le Gros Clark (1932 d) insiste sur les caractères remarquablement primitifs du cerveau de cette espèce : pas de noyaux antérieurs, habénula et noyaux médians massifs, pas de noyaux dorsaux, pas de ganglion géniculé latéral. Les deux *Chrysochloridae* que j'ai étudiés montrent que, exceptée la grande taille de l'épithalamus et des noyaux commissuraux, les autres caractères donnés sont erronés.

Les noyaux antérieurs sont courts rostro-caudalement. Le noyau antérodorsal, triangle de grosses cellules sombres, est situé superficiellement, à l'extérieur de la strie médullaire et au-dessus du noyau antéroventral. Médialement à ce dernier, le noyau antéromédial, fait de grosses cellules, est difficile à délimiter du noyau parataenial.

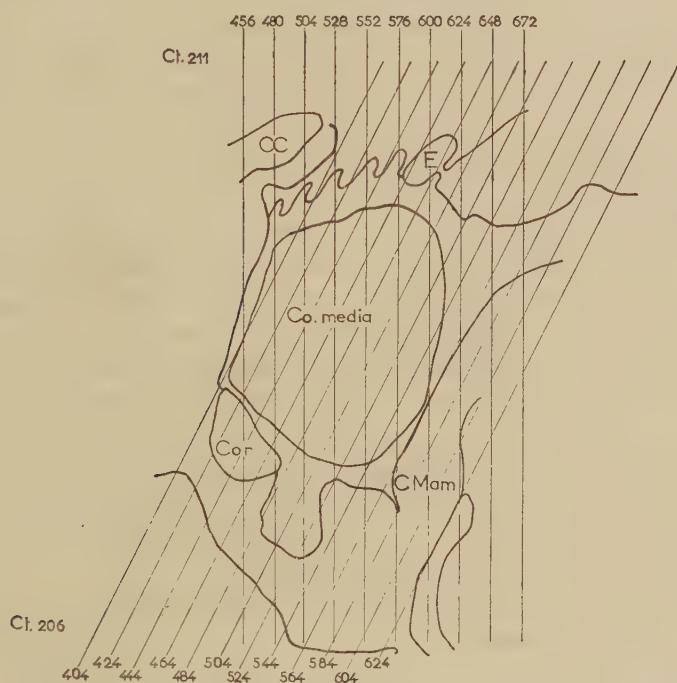


Fig. 15. — *Chlorotalpa stuhlmanni*. Orientation des coupes transversales des séries 206 et 211, reportée sur le plan sagittal médian.

Le noyau parataenial forme une grosse masse interne à la strie médullaire, et réunie à sa symétrique par une *pars reuniens* nette ; ses grosses cellules clairsemées permettent une identification facile. Le noyau médial est fort étendu (coupes 504-600) ; moins nettement que chez d'autres espèces, il comporte néanmoins une région centrale à cellules non orientées, une région périphérique à cellules parallèles à la lame médullaire moyenne, et enfin une partie médiane ou *pars reuniens*. Caudalement, le noyau médial est entamé par le faisceau rétroflexe, et remplacé par le noyau parafasciculaire. Ce dernier, de petite taille, est formé de

cellules peu caractéristiques. Le noyau subparafasciculaire et le centre médian sont normaux.

Les noyaux médians sont de grande taille. Le noyau paraventriculaire forme en avant une forte masse nucléaire, entre habénula et noyau parataenial. Dès le niveau du noyau médial, il diminue de taille, et ne forme plus en arrière que les parois du sillon ventriculaire dorsal. Le noyau intermédiaire (= rhomboïde) est très réduit. Le noyau réunien atteint latéralement le niveau du fornix. Cette disposition semble due, non à un développement considérable du noyau, mais à un rétrécissement latéral du diencephale, surtout sensible dans sa région antérieure.

Les noyaux dorsaux sont bien plus homogènes histologiquement chez *Chlorotalpa* que chez *S. araneus*. On les isole aisément du ganglion géniculé latéral, à cellules orientées parallèlement aux fibres optiques, et des noyaux ventraux sous-jacents, à cellules moins denses. Le noyau dorsal caudal, par ses cellules plus petites, est facile à délimiter. De la masse nucléaire restante, s'isole d'abord le noyau dorsal superficiel, oral et médial au ganglion géniculé latéral, et limité à la région antérieure ; la distinction entre le noyau dorsal oral et le noyau dorsal intermédiaire est pratiquement impossible sans le secours des coupes sagittales ; sur ces coupes, on distingue facilement le noyau dorsal intermédiaire, à la fois du noyau dorsal oral, antérieur et médial, et du ganglion géniculé médial, postérieur et latéral.

L'importance relative des divers noyaux ventraux est inhabituelle ; le noyau ventral oral est très grand et se poursuit loin en arrière (coupes 504-576) ; le noyau ventral intermédiaire lui est ventrocaudal ; le noyau ventral médial, de grande taille, suit le tractus mamillothalamique vers le corps mamillaire ; le noyau ventral caudal, par contre, très réduit, forme une bande mince entre le ganglion géniculé médial et la *pars reuniens* à cellules horizontales qu'il constitue dans le plan médian.

Le ganglion géniculé latéral (coupes 528-624) ne comporte que quelques couches de cellules recouvrant les noyaux dorsaux. Le constituant dorsal, à projection corticale, est beaucoup plus grand que le constituant ventral, truncothalamique. Il est curieux de constater que ce centre, chez *Chlorotalpa*, se rapproche plus de la structure qu'il a chez les microptiques (*S. araneus* ou *Galemys*) que de celle de la Taupe, chez laquelle sa réduction est bien plus accusée.

Le ganglion géniculé médial (coupes 624-720) est presque entièrement postérieur aux noyaux thalamiques proprement dits, et forme une protubérance nette. On y distingue, dans la portion moyenne, une zone ventrale à cellules denses, une zone dorsale à cellules plus clairsemées, et une zone inférieure qui appartient probablement au thalamus ventral. Le noyau postérieur accompagne dorsomédialement le ganglion géniculé médial sur toute son étendue. L'aire prétectale, assez bien développée, contient au milieu de cellules de petite taille quelques grosses cellules éparses, qui correspondent sans doute au noyau magnocellulaire du tractus optique de Le Gros Clark (1930).

Le noyau réticulé (coupes 504-624) comporte un pôle antérieur très globuleux, et forme ensuite sur toute sa portion moyenne une masse triangulaire en coupe transversale. La zone profonde (ventrolatérale) contient de grosses cellules éparses, la zone juxtathalamique, au contact des noyaux du complexe latéral, des cellules plus petites orientées parallèlement à la lame médullaire externe. La zone incertaine différencie au contact des pédoncules cérébraux un gros noyau péripédonculaire.

Le noyau subthalamique recouvre toute la face interne des pédoncules cérébraux. Au lieu d'être fusiforme comme chez *S. araneus* et la plupart des autres Insectivores, il a partout la même épaisseur (Fig. 59). La capsule de fibres qui l'entoure est épaisse. Dans la région tout à fait postérieure du diencéphale apparaissent, dans la zone superficielle des pédoncules cérébraux, quelques grosses cellules correspondant au noyau entopédonculaire.

La région hypothalamique préoptique est très étroite mais comporte les quatre subdivisions classiques. Le noyau interstitiel de la strie terminale forme un gros manchon de cellules juste en avant du pôle rostral du noyau réticulé, et séparé de lui par le fornix. Les deux noyaux suprachiasmatiques, bien ovoïdes, sont séparés par une zone sans cellules. Le noyau périfornical n'est pratiquement pas différencié.

Les premières cellules neurosécrétoires supraoptiques apparaissent au niveau du récessus optique, et accompagnent caudalement le tractus optique jusqu'à sa pénétration sous les pédoncules cérébraux. Contrairement au schéma général, le noyau supraoptique est toujours superficiel par rapport au tractus optique. Le noyau paraventriculaire forme pratiquement toute la paroi ventri-

culaire au-dessus du noyau suprachiasmatique ; sa portion horizontale caudale est très réduite.

Dans la région infundibulaire, seul le noyau ventromédial est bien marqué, par la capsule de fibres qui l'entoure et l'individualise. Les noyaux infundibulaire, dorsomédial et périventriculaire postérieur par contre ont des limites confuses. Il n'y a pas d'aire prémamillaire caractéristique. .

Le corps mamillaire, peu développé, est entouré d'un noyau paramamillaire (= intercalaire) de petite taille, et d'un noyau supramamillaire volumineux, tous deux de cytologie typique.

2°) *Chrysochloris asiatica*.

Il n'existe qu'une seule série, 973, transversale, 10 μ . coloration de Nissl, dans laquelle le diencephale est représenté par quatorze photogrammes distants l'un de l'autre de 200 μ . La présente description ne portera que sur les différences opposant *Chrysochloris* à *Chlorotalpa*.

Les noyaux antérieurs sont plus étendus (coupes 420-460), mais leurs rapports réciproques sont identiques. Dans la région postérieure du noyau médial, le noyau parafasciculaire est mieux organisé, et le centre médian plus confus. Dans le groupe médian, le noyau intermédiaire (= rhomboïde) est plus net que chez *Chlorotalpa*. Par suite de l'apparition bien plus caudale du ganglion géniculé latéral, les noyaux dorsaux sont longtemps superficiels. Le noyau ventral oral a une étendue considérable ; le noyau ventral médial, par contre, est peu développé. Les ganglions géniculés sont normaux ⁽¹⁵⁾. L'aire prétectale est très grande.

Dans l'hypothalamus, le noyau suprachiasmatique est séparé en avant de son symétrique par le récessus infundibulaire ; dans sa partie caudale, il forme une masse médiane losangique. La région infundibulaire est moins confuse que chez *Chlorotalpa*, notamment en ce qui concerne les noyaux infundibulaire, dorsomédial et périventriculaire postérieur. Dans la région juxtamamillaire ventrale, une vague condensation cellulaire correspond sans doute à un noyau prémamillaire. Le corps mamillaire comporte les deux noyaux latéral et médial, le premier mieux indivi-

⁽¹⁵⁾ Contrairement à l'assertion de Kœppen (1915) qui dénie chez *Chrysochloris* l'existence d'un ganglion géniculé latéral.

dualisé, le second moins nettement hétérogène. Le noyau supramamillaire est mince ; par contre, le noyau paramamillaire (= intercalaire) occupe une aire considérable dans laquelle ses grosses cellules sont dispersées.

Une dernière différence est l'accentuation, chez *Chrysochloris*, de la compression diencéphalique latérale dans la région ventrale. Ce phénomène atteint une telle ampleur que les pédoncules cérébraux ont, en coupe transversale, leur grand axe pratiquement vertical, et cette orientation est également celle du noyau subthalamique (Fig. 59). Si l'on compare le rapport « hauteur diencéphalique médiane / largeur diencéphalique au niveau supérieur des pédoncules cérébraux », on trouve chez *S. araneus* : 0,62 et chez *Chrysochloris* : 0,90.

c) CONCLUSION SUR LES CHRYSOCHLORIDAE

Ce sont davantage les déformations imposées aux structures diencéphaliques par les particularités du crâne des Chrysochloridae que des structures spéciales qui caractérisent cette famille. Les différences entre les Chrysochloridae et les autres Insectivores se révéleront par l'analyse quantitative. On peut toutefois mettre en valeur, chez les Taupes dorées, la réduction peu poussée du ganglion géniculé latéral (malgré la cécité de ces animaux), la grande taille du noyau ventral oral ; l'épaisseur du noyau réticulé (caractère primitif) ; enfin, la bonne différenciation du noyau subthalamique.

F) MACROSCOLIDIDAE

Les Macroscelididae forment, avec les Chrysochloridae, le second groupe aberrant d'Insectivores. Leur similitude morphologique avec les Tupaiidae les a souvent fait réunir à cette dernière famille dans le Sous-Ordre des Ménotyphles. Les deux espèces étudiées appartiennent aux deux tribus que comprend cette famille : *Elephantulus fuscipes* est un Macroscelidinae, et *Rhynchocyon stuhlmanni* un Rhynchocyoninae. Tous deux proviennent du Congo belge.

a) PLAN SAGITTAL MÉDIAN

Le plan sagittal médian ⁽¹⁶⁾ de ces deux espèces est assez voisin pour être étudié simultanément ; l'allure générale est la même, et il est probable que les principales différences proviennent de la différence de taille des espèces : *Rhynchocyon* (Fig. 17) en effet avec un poids somatique moyen de 488 g, est presque dix fois aussi gros qu'*Elephantulus* (Fig. 16) avec 57 g.

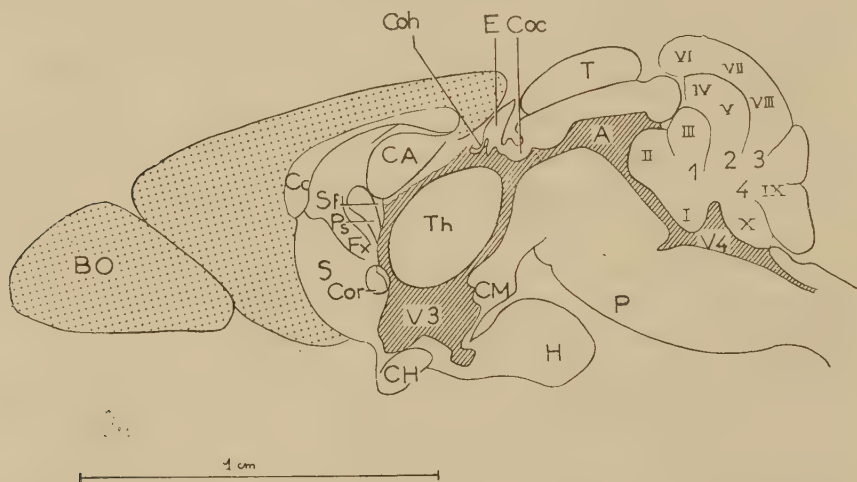


Fig. 16. — *Elephantulus fuscipes*. Plan sagittal médian. Remarquer le toit optique largement découvert.

Le bulbe olfactif est important, et sa surface de contact avec l'hémisphère cérébral est presque verticale ; ce caractère est primitif. L'hémisphère est lisse et ne recouvre pas, vers l'arrière, le toit optique, très développé dans les deux genres. L'épiphyse est plus grosse chez *Elephantulus* que chez *Rhynchocyon*. Le corps calleux, long et assez épais, indique un néocortex important ⁽¹⁷⁾ ; dans sa région postérieure, il recouvre un très grand hippocampe,

⁽¹⁶⁾ On en trouve une description dans Elliot-Smith (1902) et dans Le Gros Clark (1928).

⁽¹⁷⁾ Elliot-Smith (1902) a souligné l'importance du corps calleux avec une attention particulière chez *Macroscelides*, et n'en trouve d'équivalent possible que chez les Primates.

auquel correspond un psaltérium de grande taille ⁽¹⁸⁾. Le septum est épais, même au niveau de la commissure rostrale. La lame terminale s'amincit ensuite considérablement, au niveau du récessus optique, avant de s'élargir à nouveau pour contenir un chiasma optique de très grande taille. En effet, les *Macroscelididae* se distinguent du reste des *Insectivores* par leur macroptie (un caractère qu'ils ont en commun avec les *Tupaïidae*).

En arrière du chiasma, il existe un monticule suprachiasmatique net chez *Elephantulus*, peu accusé chez *Rhynchocyon*. L'hypophyse est de grande taille dans les deux genres, mais atteint des dimensions considérables chez *Elephantulus*. Quantitativement, les *Macroscelididae*, et *Elephantulus* plus que *Rhynchocyon*, sont de loin les *Insectivores* qui possèdent, à poids somatique égal, l'hypo-

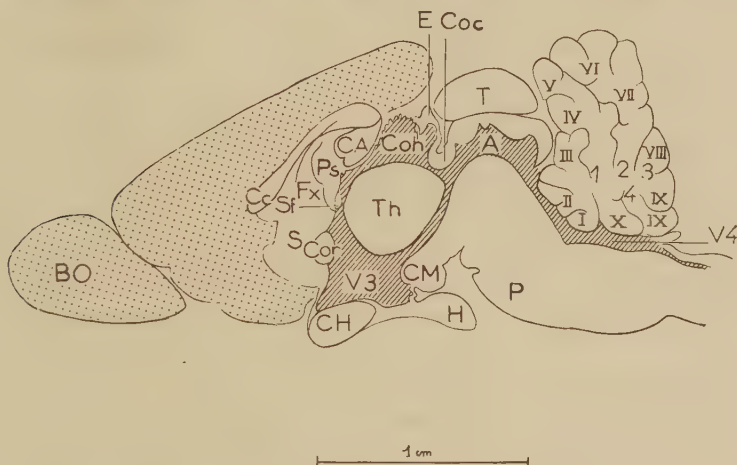


Fig. 17. — *Rhynchocyon stuhlmanni*. Plan sagittal médian. Remarquer le toit optique largement découvert et la lobulation du vermis cérébelleux.

pophyse la plus volumineuse (Bauchot, 1961). Corps mamillaire, tegmentum et pont sont peu différents de la structure-type. Une dernière différence réside dans la structure de l'arbre de vie cérébelleux, bien plus simple chez *Elephantulus* que chez *Rhyncho-*

⁽¹⁸⁾ En utilisant les illustrations de Le Gros Clark (1928), il semble qu'il y ait, chez les *Macroscelididae*, en ce qui concerne le développement archicortical (hippocampe et psaltérium), une sériation *Macroscelides* - *Elephantulus* - *Rhynchocyon*, l'hippocampe le plus étendu se rencontrant dans la première espèce.

Coupin (1927) a tiré argument, entre autres caractères, de la forme particulière du psaltérium dans le plan sagittal médian pour séparer les *Macroscelididae* des *Tupaïidae*.

cyon. Chez le premier, il correspond à peu près au degré de complexité de la Taupe ; chez le second, à celui de *Tenrec*. Ces différences sont dues surtout aux différences de taille somatique, et non à un comportement spécial.

b) ARCHITECTONIQUE DU DIENCÉPHALE

1°) *Elephantulus fuscipes* ⁽¹⁹⁾.

Trois séries de cette espèce ont été étudiées :

- 301, transversale, 10 μ , colorations de Nissl et de Woelcke.
- 307, transversale, 10 μ , colorations de Nissl et de Woelcke.
- 309, sagittale, 10 μ , colorations de Nissl et de Woelcke.

La série de référence (301) comporte treize photogrammes diencéphaliques distants l'un de l'autre de 300 μ .

L'épithalamus est assez développé (coupes 944-1064), avec une strie médullaire afférente puissante, un faisceau rétroflexe très dense en fibres, et une commissure habénulaire forte également. L'épiphyse est parmi les plus grandes qu'on rencontre chez les Insectivores. Les noyaux antérieurs sont l'élément le plus caractéristique du thalamus des Macroscelididae. Ils ont été étudiés par Le Gros Clark (1929 b) chez *Macroscelides*, et la description qu'en a donnée cet auteur montre qu'il n'y a pratiquement pas de différence entre ce genre et *Elephantulus*.

Chez *Elephantulus*, les noyaux antérieurs ont une grande étendue (coupes 820-895), surtout le noyau antérodorsal (Fig. 60). Il apparaît dès le pôle antérieur du thalamus, dans la courbe dorsale de la strie médullaire, et forme en coupe transversale une masse ovale à grand axe dorsolatéral-ventromédial ; il est réuni caudalement à son symétrique par une *pars reuniens* puissante. On le suit vers l'arrière longtemps après l'apparition du noyau médial ; il se trouve, à ce niveau, reporté à mi-hauteur de la masse thalamique. Les cellules qui le constituent, nous le verrons plus loin, sont caractérisées par leur très grande taille, leur forte colorabilité et leur grande densité. L'ensemble de ces caractères est si frappant qu'une coupe passant par le tiers antérieur du thala-

⁽¹⁹⁾ Dans l'étude que Le Gros Clark a consacrée au cerveau des Macroscelididae, en 1928, les quelques lignes relatives au thalamus ne sont que des remarques concernant le ganglion géniculé latéral.

mus d'un Macroscelididae permet à coup sûr d'identifier la famille.

Les deux autres noyaux antérieurs accompagnent le noyau antérodorsal sur sa face ventromédiale. Ils sont l'un et l'autre de taille inférieure à ce dernier. Le noyau antéroventral est formé de petites cellules fortement colorées et denses ; le noyau antéromédial comporte des cellules un peu plus pâles, mais surtout plus grosses (de la taille des cellules du complexe ventral) et plus espacées. Le noyau antéromédial forme une *pars reuniens* puissante juste ventrale à celle du noyau antérodorsal. Le faisceau mamillo-thalamique est très compact.

Dans le groupe médial, le noyau parataenial offre une petite particularité ; il forme le pôle rostral du thalamus, entre le noyau paraventriculaire et le noyau réunion, juste en arrière du fornix et de la strie médullaire ; par suite de l'apparition des noyaux antérieurs, il se prolonge à la fois dorsalement, entre les noyaux antérodorsal et paraventriculaire, et ventralement, entre les autres noyaux antérieurs et le noyau réunion. Il est uni à son symétrique par une *pars reuniens* très nette. Il n'existe donc pas, chez *Elephantulus*, à la fois un noyau parataenial dorsal (homologue du noyau normal et contigu à la strie médullaire) et un noyau parataenial ventral (contigu au fornix, mais plus probablement lié au contingent de fibres archicorticales qui participent à la formation de la strie médullaire) ; en coupe sagittale, le noyau parataenial montre une forme en croissant normale, qui a simplement subi une rotation en direction ventrale.

Le noyau médial est réduit ; il est uni à son symétrique, en avant par le noyau intermédiaire (= rhomboïde), en arrière par une *pars reuniens*. Le noyau parafasciculaire, très bien caractérisé, ne forme qu'un manchon de faible épaisseur autour du faisceau rétroflexe. Par contre, le noyau subparafasciculaire et le centre médian sont plus importants.

Les noyaux médians offrent une tendance nette à l'homogénéisation des caractères histologiques des divers noyaux. On note la grande importance du noyau central médian et des noyaux intralamellaires.

Dans le complexe latéral, les noyaux dorsaux sont assez développés et bien caractérisés, y compris le noyau dorsal superficiel qui constitue la partie antérieure de la protubérance formée par le ganglion géniculé latéral. Parmi les noyaux ventraux, on peut noter le faible développement du noyau ventral oral (comme s'il y avait

compensation entre le volume de ce noyau et celui des noyaux antérieurs), et la grande taille et la forte différenciation des trois autres noyaux ventraux, et notamment du noyau ventral caudal. On peut subdiviser ce dernier en portions ventrale et dorsale, puis latérale et médiale.

La macroptie des *Macroscelididae* se traduit par la taille vraiment considérable du chiasma optique et du tractus optique qui lui fait suite. Ce dernier réalise dans toute la région thalamique moyenne une bonne limite latérale. Mais la taille du ganglion géniculé latéral n'est pas en rapport avec une telle macroptie. Le ganglion est plus développé, en taille relative, chez *Elephantulus* que chez *S. araneus*, mais dans des proportions modestes, sans commune mesure avec le nombre de fibres optiques. De la taille énorme des tubercules quadrijumeaux antérieurs, par contre, on peut déduire qu'un contingent non négligeable des fibres optiques doit aller directement au Tectum ou à l'aire prétectale. La distinction entre les noyaux géniculés dorsal et ventral est facile, et le noyau ventral, sans projection corticale, est assez développé ⁽²⁰⁾. La vision des *Macroscelididae*, tout en étant très développée quantitativement, reste donc à un niveau fonctionnel assez primitif. Dans sa partie tout à fait postérieure, le ganglion géniculé latéral est coiffé d'un croissant de grosses cellules fortement colorées, qui correspondent probablement au noyau magnocellulaire du tractus optique de Le Gros Clark.

Le ganglion géniculé médial, postérieur au noyau ventral caudal, semble n'en constituer qu'une différenciation. Par suite du grand développement du ganglion géniculé latéral, il n'est jamais contigu au toit optique latéralement. Médialement, c'est le noyau postérieur qui l'isole des formations mésencéphaliques ; seule la

⁽²⁰⁾ Le développement du noyau géniculé latéral ventral n'est pas aussi marqué que le signale Le Gros Clark (1928), chez *Macroscelides* il est vrai. D'après cet auteur, ce noyau représente à lui seul presque la totalité du ganglion géniculé latéral. La mesure des volumes des noyaux dorsal et ventral donne en fait :

<i>Galago</i>	GL d % : 91
<i>Chrysochloridae</i>	» 85
<i>Soricidae</i>	» 72
<i>Tenrecidae</i>	» 70
<i>Talpidae</i>	» 69
<i>Tupaia</i>	» 66
<i>Elephantulus</i>	» 59
<i>Rhynchocyon</i>	» 58

moitié postérieure du ganglion géniculé médial est située en arrière de toute formation diencéphalique.

L'aire prétectale débute au niveau postérieur des noyaux antérieurs ; bien que ces derniers soient fortement développés, la situation de l'aire prétectale n'en est pas moins très antérieure ; elle est due probablement, à la fois à la prépondérance du toit optique, lui aussi très antérieur, et au grand volume de l'aire prétectale. Quant au noyau postérieur, qui accompagne sur sa face interne le ganglion géniculé médial, il semble être plus développé que chez l'Insectivore typique.

Le noyau péripédonculaire, qui coiffe le bord dorsal des pédoncules cérébraux, est à la fois en contact avec la zone incertaine et avec le noyau géniculé latéral ventral. Le noyau subthalamique est très bien différencié et montre une nette tendance à envelopper ventralement les pédoncules cérébraux, extrêmement petits en coupe transversale.

Les aires préoptiques sont en situation suprachiasmatique. On peut les limiter aisément, en bas, au chiasma optique, en haut au noyau de la strie terminale et au noyau réunien, latéralement à la bande diagonale de Broca et au pallidum ; vers l'arrière, le passage aux aires hypothalamiques antérieures est progressif, et l'on peut adopter pour limite le niveau de plus grand diamètre du noyau suprachiasmatique. Ce dernier est très étendu (coupes 820-870), avec des cellules très denses et très colorées.

Les noyaux neurosécrétoires ont une excellente définition. Le noyau supraoptique est latéral au chiasma optique dès le pôle antérieur de ce dernier ; il forme la limite superficielle hypothalamo-télencéphalique. Dès le niveau où le tractus optique pénètre en profondeur pour contourner le diencéphale, le noyau supraoptique se scinde en deux portions : l'une reste superficielle et sépare le tractus des noyaux amygdaliens voisins ; l'autre, dorsale au tractus, forme en arrière du chiasma une *pars reuniens* traversant le plan médian et ventrale aux commissures supraoptiques. A première vue, il semble donc y avoir deux noyaux supraoptiques, l'un latéroventral, l'autre dorsomédial au tractus optique ; en fait, une reconstruction faite coupe par coupe montre ces deux noyaux réunis au-dessus du tractus optique ; la masse supraoptique a la forme générale d'un croissant, dorsal au tractus optique, de part et d'autre duquel les deux extrémités se prolongent. Le noyau paraventriculaire est plus simple ; il comporte une portion antérieure

verticale à grosses cellules (le noyau magnocellulaire des auteurs), et une portion postérieure horizontale, dans laquelle les cellules de grande taille sont mélangées à des cellules de taille moyenne (noyau filiforme) ; on ne peut fixer de limite entre ces deux portions.

Dans la région tubérienne, le noyau infundibulaire forme, de part et d'autre du récessus infundibulaire, une masse triangulaire dont la densité cellulaire frappe par rapport à la pauvreté des aires hypothalamiques voisines. Ce noyau est suivi, en arrière du point d'attache de la tige hypophysaire, du noyau périventriculaire postérieur. Contrairement au cas normal, ce dernier noyau semble lié davantage au noyau infundibulaire qu'au noyau dorsomédial. En avant du corps mamillaire et ventralement à lui, existe un noyau prémamillaire peu différencié. A cette exception près, la région tubérienne est tout à fait typique chez *Elephantulus*.

L'aire hypothalamique dorsale se prolonge loin vers l'avant entre les noyaux paraventriculaire et réunien. En arrière du noyau dorsomédial, l'aire dorsocaudale a vraiment les caractères d'un « noyau » hypothalamique postérieur.

Le corps mamillaire est bien structuré et comporte, autour du noyau mamillaire médial, qui en forme la masse principale, le noyau mamillaire latéral (dorsal), le noyau paramamillaire (= intercalaire ; ventral) et le noyau périventriculaire postérieur bordant le récessus mamillaire du troisième ventricule. Dans le noyau mamillaire médial, on peut aisément distinguer une partie dorsomédiane, une partie ventromédiale, surtout postérieure, et une partie ventrolatérale contiguë au noyau mamillaire latéral.

2°) *Rhynchocyon stuhlmanni*.

Deux séries de cette espèce ont été étudiées :

- 259, transversale, 10 μ , colorations de Nissl et de Woelcke.
- 282, sagittale, 10 μ , colorations de Nissl et de Woelcke.

La série transversale comporte onze photogrammes diencéphaliques distants l'un de l'autre de 700 μ .

Le diencéphale de *Rhynchocyon* montre de grandes ressemblances avec celui d'*Elephantulus* ; l'examen du plan sagittal médian avait déjà montré de nombreuses similitudes. Aussi je ne

relèverai que les quelques détails qui diffèrent nettement entre ces deux genres.

Une première différence d'ordre général doit être signalée ; l'examen des coupes transversales de chacune des deux espèces à des grandissements tels que les structures homologues aient les mêmes dimensions montre la grande clarté structurale d'*Elephantulus*, clarté qu'on ne retrouve pas chez *Rhynchocyon*. Chez cette dernière espèce, en effet, les cellules sont — relativement — plus petites, bien plus nombreuses, et ces deux phénomènes rendent l'ensemble plus confus. Du noyau antérodorsal par exemple, si caractéristique des Macroscelididae, on peut dresser le tableau suivant :

	<i>Elephantulus</i>	<i>Rhynchocyon</i>
Taille cellulaire moyenne (μ)	14,79	14,44
Densité cellulaire (par mm ²)	1.070	870
Nombre de cellules	16.000	51.000

Si la densité cellulaire est un peu plus faible chez *Rhynchocyon*, le nombre de cellules présentes sur chaque coupe est en revanche bien plus élevé. On peut en faire une loi générale : chaque fois que deux espèces ont des structures cytoarchitectoniques semblables, ces structures sont effectivement plus simples chez l'espèce de poids somatique le plus faible. Ce phénomène, peu évident entre *Sorex minutus* (Ps = 5,3 g) et *S. araneus* (Ps = 10,3 g) ou entre les deux *Crocidura* (11 et 32 g), est très net chez les deux Macroscelididae présents, pour lesquels les poids somatiques sont entre eux comme 1 et 9.

Autres structures différentes chez *Rhynchocyon* : le ganglion géniculé latéral est plus antérieur ; le tractus optique est relativement plus épais ; le ganglion géniculé médial, très caudal, est hétérogène ; il comporte une partie parvocellulaire ventrale, une partie magnocellulaire dorsale, et une partie profonde située sous le noyau postérieur (peut-être l'homologue de la *pars limitans* de Hassler ?). Il est suivi caudalement d'un noyau supragéniculé très net.

c) CONCLUSION SUR LES MACROSCELIDIDAE

Les particularités du diencéphale des Macroscelididae résident, la première dans la grande taille des noyaux antérieurs et notam-

ment du noyau antérodorsal, la seconde dans la macroptie de ces espèces, avec grande taille du chiasma, du tractus optique et du ganglion géniculé latéral ; ce dernier toutefois n'est pas structuré, et un gros contingent des fibres optiques va directement au toit optique ou à l'aire prétectale, elle aussi bien développée. Dans la région hypothalamique, la seule particularité commune aux deux genres est la présence d'un très long noyau suprachiasmatique.

G) TUPAIIDAE

L'espèce étudiée, *Tupaia glis*, se situe, par son indice de céphalisation (270,6), entre les Macroscelididae (222,1 et 249,2), qui sont des Insectivores sensu stricto, et les Lémuriens lissencéphales (*Galago* : 436,1).

a) PLAN SAGITTAL MÉDIAN ⁽²¹⁾

Dans ses grandes lignes, le plan sagittal médian de *Tupaia* (Fig. 18) est proche de celui de *Rhynchocyon* (Fig. 17). Le bulbe olfactif a la même taille relative ; le toit optique est très volumineux ; le chiasma optique est plus grand encore que celui des Macroscelididae, et l'hypophyse est de taille intermédiaire entre celles de *Rhynchocyon* et d'*Elephantulus* ; le septum enfin reste épais au niveau de la commissure rostrale, qui est de taille normale. Le vermis cérébelleux est plus complexe chez *Tupaia glis* que chez *Rhynchocyon*, pourtant de poids somatique supérieur : tous les lobes sont individualisés, et la plupart subdivisés à leur tour ⁽²²⁾. L'essentiel des différences entre *Tupaia* et les Macroscelididae tient par ailleurs au degré de développement du télencéphale, et surtout du néocortex. Le corps calleux, commissure néocorticale, s'est allongé surtout par sa région antérieure (Genou) ; il y correspond le développement des régions néocorticales frontales, ce qui reporte en position ventrale le bulbe olfactif ; la surface de contact de ce dernier avec l'hémisphère cérébral est hori-

⁽²¹⁾ Le Gros Clark (1924) a décrit le plan sagittal médian d'une espèce voisine, *Tupaia minor*.

⁽²²⁾ *Tupaia minor* (Ps = 46 g), plus petit que *Tupaia glis* (Ps = 160 g), a bien entendu un arbre de vie cérébelleux plus simple (Le Gros Clark, 1924), ce qui semble faire de ce phénomène une loi générale.

zontale. Dans sa région postérieure, le corps calleux ne dépasse pas le niveau de l'habénula, comme chez *Rhynchocyon*.

Le pôle néocortical occipital, venant au contact du cervelet, recouvre cependant tout le toit optique, qui n'apparaît pas en vue dorsale ; cette structure oppose Tupaiidae et Macroscelididae. Une dernière différence réside dans l'importance de l'archicortex. Chez *Tupaia*, l'hippocampe n'atteint pas le plan médian, et le psaltérium ventral est moins important.

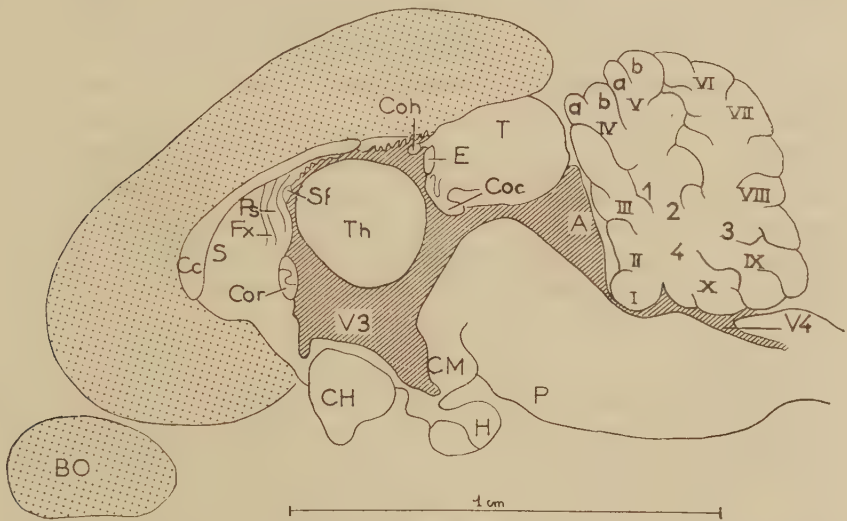


Fig. 18. — *Tupaia glis*. Plan sagittal médian. Remarquer la taille du chiasma optique, et le toit optique volumineux recouvert par le télencéphale.

Tout en ayant des caractères généraux qui l'apparentent aux Macroscelididae, *Tupaia* manifeste dans le plan encéphalique sagittal médian des particularités qui vont toutes, archicortex excepté, dans le sens d'une évolution phylogénétique plus poussée.

Le thalamus de *Tupaia minor* a fait l'objet d'une étude approfondie de Le Gros Clark en 1929. Cette publication comporte également des remarques sur la morphologie du cerveau. Si je suis d'accord avec cet auteur sur « le net développement des éléments visuels », je ne partage pas son opinion sur « la réduction des éléments olfactifs ». Comme le montre clairement l'étude quantitative des commissures cérébrales (Bauchot et Stephan, 1961), *Tupaia* n'est microsmatique qu'en apparence. Les centres olfactifs ont en

fait un développement moyen (par référence aux Insectivores terrestres), et ne semblent réduits que par suite du grand développement d'autres parties cérébrales.

b) ARCHITECTONIQUE DU DIENCÉPHALE

Deux séries de *Tupaia glis* ont été étudiées :

- 969, transversale, 20 μ , colorations de Nissl et de Woelcke.
- 970, sagittale, 20 μ , colorations de Nissl et de Woelcke.

La série 969 comporte douze photogrammes diencéphaliques distants l'un de l'autre de 600 μ .

L'épithalamus comporte un ganglion habénulaire à la fois court orocaudalement (coupes 790-880) et situé dans une position postérieure ; si l'on compte en effet comme plan zéro le pôle oral du thalamus, et comme plan 100 celui de la commissure caudale, on obtient comme limites à l'habénula :

Elephantulus : 15-74 *Rhynchocyon* : 29-71 *Tupaia* : 50-88

Le noyau habénulaire médial peut être facilement subdivisé en une partie superficielle, médiale et dorsale, et une partie profonde, ventrale à la première ; la différence essentielle entre ces deux régions tient à la richesse en fibres médullaires et à l'agencement des cellules par rapport à ces fibres ; dans la partie superficielle, les fibres forment des fascicules compacts, autour desquels les cellules sont organisées en couronnes ; dans la partie profonde, les fibres sont uniformément disséminées, et les cellules sont également réparties de façon à peu près homogène. Il ne semble pas, toutefois, que cette différence de structure ait une signification fonctionnelle.

Le noyau habénulaire latéral comporte également une partie médiale, à cellules plus denses, et une partie latérale, bien plus étendue, à cellules plus éparses. Cette distinction correspond à celle faite par Grünthal (1934), qui reconnaît chez tous les Mammifères qu'il a étudiés trois noyaux habénulaires. Cette subdivision du noyau habénulaire latéral, présente seulement chez *Tupaia*, semble due à une simple différence de densité des fibres médullaires.

Le groupe antérieur est court orocaudalement (coupes 690-750),

et son importance est bien plus faible que chez les Macroscelididae. Il apparaît entre le noyau réticulé, la strie médullaire et le noyau parataenial. Il est enveloppé d'une capsule ovoïde qui l'isole parfaitement, sauf dans le plan médian, où il vient au contact de son symétrique ; cette structure ovoïde et capsulaire des noyaux antérieurs rapproche *Tupaia* des Primates. Le noyau antérodorsal forme une lentille située juste sous la strie médullaire, et coiffant le reste du noyau antérieur ; les cellules très denses et surtout très fortement colorées sont, contrairement à l'assertion de Le Gros Clark (1929), nettement plus grandes que les autres cellules antérieures. La formation ovoïde comporte une région latérale et une région médiale, qu'on peut identifier sans difficulté comme étant les noyaux antéroventral et antéromédial précédemment décrits. Il existe un gradient net dans la taille et la densité cellulaires quand on va du pôle latéral au pôle médial : les cellules sont progressivement plus grandes et plus espacées ; seule la portion médiane du noyau antéromédial (*pars reuniens*) possède à nouveau des cellules du type antéroventral. Tracer une limite précise entre ces deux noyaux est très difficile, car des faisceaux de fibres mamillothalamiques semblent fournir, à chaque niveau, des « cell free zones ». Autre fait à signaler chez *Tupaia* : le noyau submédial (appelé rhomboïde par Le Gros Clark) commence immédiatement derrière et sous le noyau antéromédial, c'est-à-dire dans les rapports précis que Sheps (1945) lui assigne chez l'Homme ; caudalement, il s'élargit considérablement et forme deux ailes ventrales au noyau paracentral, et dorsocaudales au noyau ventral intermédiaire (Fig. 61). Cette extension rappelle celle qui a été vue chez *S. araneus* ; elle correspond au N. centralis lateralis de Le Gros Clark chez *Tarsius* (1930) et au N. alatus inferior de M. Rose (1935 ; lapin). Il est curieux de constater cette forme particulière du noyau submédial (homologue du N. rotundus des Reptiles ?) présente chez quelques espèces seulement (*S. araneus*, *Tupaia*, *Tarsius*), et son déplacement vers l'avant chez les Primates.

Les noyaux du groupe médial comportent un noyau parataenial superficiel dorsal aux noyaux antérieurs, et subdivisé en une partie latérale magnocellulaire et une partie médiane (*pars reuniens*) parvocellulaire peu différente du noyau paraventriculaire. Je n'ai pas trouvé trace des N. disseminati signalés par Le Gros Clark (1929 a), comme prolongeant le noyau parataenial au-dessus du noyau

médial. Le noyau médial est assez court orocaudalement (coupes 740-840), mais massif. Il apparaît médialement au pôle caudal du noyau parataenial, et dorsalement au pôle caudal du noyau antéromédial. Il est enveloppé par les noyaux intralamellaires, sauf dans sa région caudale. Vers l'avant, il est séparé de son symétrique par un noyau intermédiaire (= rhomboïde), triangulaire en coupe transversale et parfaitement défini (Fig. 61). Ce noyau disparaît rapidement vers l'arrière, et les deux noyaux médiaux sont unis par une *pars reuniens* que différencie seule une densité cellulaire un peu plus forte. Comme chez la plupart des espèces, on peut subdiviser le noyau médial en une région médiodorsale à cellules plus éparses et non orientées, et une région ventrolatérale à cellules plus denses, parallèles à la lame médullaire interne, et légèrement plus petites.

Dans sa partie postérieure, le noyau médial est brusquement remplacé par le noyau parafasciculaire ; on ne peut considérer ce dernier comme le simple prolongement caudal du noyau médial, traversé par le faisceau de Meynert. En coupe sagittale, en effet, les deux noyaux sont très différents, notamment par la taille et la densité des cellules, qui sont plus petites et plus compactes dans le noyau parafasciculaire ; le noyau médial présente en outre, au contact de ce dernier, une zone capsulaire à cellules raréfiées et orientées tangentiellement ; le passage d'un noyau à l'autre n'est pas continu.

Dans la région ventrolatérale au noyau parafasciculaire, on trouve un centre médian caractéristique. Le Gros Clark (1929 a) l'a d'ailleurs identifié au même emplacement, mais il a hésité à l'homologuer comme tel, le centre médian ayant été longtemps considéré comme caractéristique des Primates. Il existe en fait chez tous les Insectivores ; il est vrai toutefois qu'il n'acquiert son aspect typique que chez *Tupaia* et les Lémuriens. Quant aux relations de contiguïté souvent citées entre le centre médian et le noyau paracentral, elles ne me semblent pas justifiées. Chez les Insectivores sensu stricto comme chez *Tupaia*, le centre médian est caudal aux noyaux interstitiels de la lame médullaire interne ; par contre, son accollement constant et étendu avec le noyau parafasciculaire semble bien plus significatif.

Les noyaux médians sont, sinon étendus, en tout cas bien différenciés. On distingue les six entités nucléaires décrites chez

S. araneus ⁽²³⁾. Le noyau central médian, de même que les noyaux intralamellaires, ne sont importants qu'au niveau où sont également bien développés les noyaux intermédiaire et submédiaire (Fig. 61.) Le noyau réunien et le noyau interventral sont peu développés.

Les noyaux dorsaux correspondent au N. lateralis de Le Gros Clark (1929 a). On peut facilement identifier le N. lateralis A à l'ensemble « noyau dorsal oral + noyau dorsal superficiel », ce dernier mal défini chez *Tupaia* ; le N. lateralis B au noyau dorsal intermédiaire, et le N. lateralis pp au noyau dorsal caudal. Dans sa portion caudale, le noyau dorsal intermédiaire s'enfonce progressivement, mais reste néanmoins toujours dorsal au niveau du noyau paracentral ; il n'y a donc pas lieu de le considérer, comme Le Gros Clark, comme « ventral » ; les expériences de dégénérescence lemniscale montrent en effet que la limite du groupe ventral correspond à peu près au niveau de la lame médullaire interne.

Un élément du groupe dorsal vraiment différent du type est le noyau dorsal caudal, qui acquiert chez *Tupaia* une importance et des rapports de voisinage inusuels chez les Insectivores. Son pôle oral est situé au niveau du pôle oral du ganglion géniculé dorsal, soit au niveau antérieur de l'habénula ; il augmente rapidement de taille vers l'arrière et a pour limites : en haut, les fibres de la radiation optique ; latéralement, le noyau géniculé latéral dorsal ; médialement et de haut en bas, l'aire préteclale, le noyau dorsal intermédiaire et le noyau ventral intermédiaire ; en bas enfin, le ganglion géniculé médial. Plus postérieurement, le noyau dorsal caudal remplace le noyau géniculé latéral dorsal après sa disparition. La seule structure voisine du noyau dorsal caudal se rencontre chez les Macroscelididae, mais la différence quantitative est telle qu'elle est perceptible sans mesures, et que les rapports topographiques sont eux-mêmes différents. Il n'y a toutefois aucune

(23) Les homologues des noyaux médians avec la nomenclature de Le Gros Clark (1929 a) sont les suivantes :

<i>Sorex araneus</i> .	LE GROS CLARK
Noyau paraventriculaire	N. dorsalis raphae
Noyau intermédiaire	(non identifié)
Noyau central médian	N. centralis
Noyau paracentral	N. paracentralis
Noyau central latéral	
Noyau réunien	N. reuniens
Noyau interventral	(non identifié)
Noyau submédiaire	N. rhomboidalis

difficulté à homologuer ce noyau au noyau dorsal caudal de *S. araneus*.

Les noyaux ventraux correspondent au N. ventralis de Le Gros Clark, que cet auteur subdivise en régions antérieure et postérieure, et chacune d'elles en zones médiale et latérale. L'examen des coupes sagittales montre pourtant avec netteté que les noyaux ventraux sont organisés, d'avant en arrière, en trois unités, la dernière (noyau ventral caudal) comportant une subdivision médiale bien individualisée (noyau ventral médial). Le noyau ventral intermédiaire, qui reçoit les afférences cérébelleuses, est en fait assez réduit chez *Tupaia* ; il est probable que Le Gros Clark l'a incorporé dans son noyau ventral postérieur.

Le noyau ventral oral peut être subdivisé en trois régions : latérale, intermédiaire et médiale, dont les limites communes sont non pas sagittales, mais obliques. Aussi le noyau ventral oral latéral, très grand en avant, se déplace vers l'arrière en direction latérale, et le noyau ventral oral médial, réduit à la zone du raphé au niveau du pôle antérieur du noyau submédial, grossit progressivement vers l'arrière. Le noyau ventral intermédiaire apparaît vers le milieu du noyau ventral oral, sous le noyau submédial, puis, à la disparition de ce dernier, vient médialement occuper sa place ; mais il ne se trouve jamais dans le plan médian, et reste dorsal dans la masse du complexe ventral, si bien que le noyau ventral médial succède ventralement au noyau ventral oral médial.

La situation du noyau ventral caudal, par rapport à la description-type, est bien plus ventrale (ou profonde), par suite du grand développement des noyaux dorsaux, mais les rapports de contiguïté subsistent avec le noyau réticulé et le ganglion géniculé médial. Quant au noyau ventral médial, il rappelle par sa forme le noyau arqué ou semi-lunaire de l'Homme. Seul son pôle antérieur médial, séparé de son symétrique par un petit noyau interventral, a la disposition « Insectivore » typique. Caudalement, le noyau ventral médial est dorsomédial au noyau ventral caudal, et accompagne la lame médullaire interne, dont il épouse la forme. Il est alors séparé de son symétrique par l'aire hypothalamique dorsocaudale ; il est remplacé caudalement par le centre médian et la partie latérale du noyau subparafasciculaire.

On note de grandes différences dans la structure du ganglion géniculé latéral, entre *Tupaia* et les Insectivores sensu stricto. La taille du chiasma optique et des tractus fait des Tupaiidae des

Mammifères macroptiques, et laisse augurer un ganglion de grande taille. Il présente en effet, dans les trois dimensions de l'espace, des proportions inusitées. Il apparaît en avant sous l'aspect de petites cellules, de situation très dorsale, superficielles au noyau réticulé, qui représentent le noyau géniculé latéral ventral. Plus en arrière, il forme un grand croissant à axe vertical ⁽²⁴⁾, et se termine par un pôle caudal tout à fait ventral. Le noyau géniculé latéral dorsal est situé juste en arrière du noyau géniculé latéral ventral et présente la même disposition que lui : pôle antérieur dorsal, masse principale dans la concavité du tractus optique, pôle postérieur ventral. Il n'y a donc pas à proprement parler un noyau ventral et un noyau dorsal, mais un noyau antérieur (parvocellulaire, homologue du griseum praegeniculatum humain) et un noyau postérieur (magnocellulaire, qui acquiert une telle importance chez les Primates qu'il reçoit à lui seul le nom de ganglion géniculé latéral).

Un autre caractère important du noyau géniculé latéral dorsal est sa lamination, inexistante chez les autres Insectivores. Ce caractère rapproche *Tupaia* des Primates, bien qu'il ne soit pas caractéristique de ce groupe de Mammifères ⁽²⁵⁾. Les couches cellulaires, alternant avec les couches de fibres, sont à la fois parallèles au tractus optique, externe à l'ensemble, et à la lame médullaire externe, qui lui est médiale. Sur l'ensemble des coupes transversales (sauf tout à fait oralement), la lamination présente le même type, à savoir :

— deux couches médiales de grosses cellules alternant avec deux couches de fibres, très bien définies les unes et les autres ;

— un ensemble latéral plus confus dans lequel on peut distinguer deux autres couches cellulaires, la plus externe étant plus ou moins mêlée à une couche de petites cellules appliquée au tractus optique.

Les deux couches médiales mises à part, la lamination est d'autant meilleure qu'on est à un niveau plus dorsal et plus caudal

⁽²⁴⁾ Cette orientation verticale est commune à *Tupaia* et à *Chirogaleus* (Környey, 1928). Trouvée par Chacko (1954) chez *Perodicticus potto*, elle est considérée par cet auteur comme éminemment primitive au sein des Primates.

⁽²⁵⁾ La description du noyau géniculé latéral dorsal faite par Le Gros Clark (1929 a) n'est pas très claire. Elle est pourtant bien supérieure à celle de Woollard (1926), qui voit chez *Tupaia* deux lames cellulaires nettes et un noyau ventral « de très grande taille ».

dans le ganglion. Dans cette zone privilégiée, on distingue, de la face médiale à la face latérale :

- une couche de fibres ;
- une couche magnocellulaire ;
- une couche de fibres pénétrée de petites cellules ;
- une couche cellulaire identique à la précédente, mais à cellules légèrement plus petites ;
- une couche de fibres très mince avec petites cellules ;
- une couche épaisse de cellules moyennes et grandes ;
- une couche de fibres pénétrée de petites cellules ;
- une couche très épaisse de cellules grosses et moyennes,
- séparée du tractus optique par une couche mal définie à petites cellules éparses.

La lamination est donc du type quatre. On ne retrouve apparemment pas ce type sur les coupes sagittales (Fig. 62), qui montrent six couches cellulaires disposées comme suit :

- trois couches dorsales, relativement bien définies (d_1 , d_2 et d_3) sauf oralement où elles fusionnent en une masse indistincte ;
- une couche centrale, formant une masse grossièrement agencée en X, la fourche dorsale étant parallèle aux trois couches précédentes ;
- une couche antérieure, très courte, située le long du noyau géniculé latéral ventral ;
- une couche ventrale dédoublée ($v_1 + v_2$), à convexité opposée à celle des couches dorsales, et située dans la fourche ventrale du X.

Les deux premières couches dorsales, la couche antérieure et la masse centrale comprennent surtout de grosses cellules ; la troisième couche dorsale et les couches ventrales sont parvocellulaires. L'examen des coupes colorées par la méthode de Woelcke montre que la seule zone lamellaire riche en fibres est celle qui sépare les deux premières couches dorsales.

La comparaison des coupes transversales et sagittales et la reconstruction du ganglion donnent la correspondance suivante :

- la couche centrale (en X) et la couche antérieure appartiennent à la couche n° 1 (la plus médiale) ;
- la couche dorsale d_3 et la couche ventrale v_1 correspondent à la couche n° 2 ;

— la couche dorsale d_2 et la couche ventrale v_2 appartiennent à la couche n° 3 ;

— la couche dorsale d_1 correspond à la couche n° 4 (la plus latérale).

La lamination chez *Tupaia* est donc bien du type quatre ⁽²⁶⁾.

Le ganglion géniculé médial apparaît peu avant le pôle caudal du noyau géniculé latéral dorsal. Il est situé superficiellement entre les pédoncules cérébraux et le noyau dorsal caudal. La moitié caudale est très proéminente, et le noyau peut être subdivisé contrairement à l'opinion de Le Gros Clark qui le voit très homogène, en une région ventrale à cellules moyennes, et une région dorsomédiale magnocellulaire (homologue d'un noyau supragéniculé ?).

Le Gros Clark insiste sur la petitesse du ganglion géniculé médial de *Tupaia minor*, et la rapproche de la faible taille des pavillons auriculaires. Les *T. glis* que j'ai vus en élevage ont au contraire une ouïe très fine ; la petitesse du ganglion géniculé médial en coupe transversale doit être toute relative, car on la compare inconsciemment à la taille du ganglion géniculé latéral. L'analyse quantitative permettra de résoudre ce problème.

Dans son étude du thalamus de *Tupaia* (1929 a), Le Gros Clark décrit un noyau prétectal et un noyau postérieur. L'année suivante, dans l'étude du thalamus de *Tarsius*, il revient sur cette nomenclature et déclare vouloir appeler prétectal le noyau postérieur de *Tupaia*, et noyau magnocellulaire du tractus optique le noyau prétectal. Il ajoute à cette confusion en ne distinguant pas, dans ce qu'il avait appelé noyau prétectal chez *Tupaia*, la partie dorsale à grandes cellules (noyau magnocellulaire du tractus optique) de la partie ventrale, qui correspond au noyau prétectal de *S. araneus*. Quant au noyau postérieur, il est homologue dans les deux genres. Ainsi, aux deux masses nucléaires décrites chez *S. araneus*, aire prétectale superficielle et noyau postérieur profond, il faut ajouter chez *Tupaia* le noyau magnocellulaire du tractus optique. Ce dernier noyau est-il diencéphalique ou l'homologue du N. lenticularis mesencephali ? On en trouve l'ébauche chez les Macroscelididae, mais il n'a pas d'équivalent chez les autres Insec-

⁽²⁶⁾ Cette description concorde en tous points avec celle faite par Goldby chez *Trichosurus vulpecula* (1941).

tivores. On peut proposer, pour la région prétectale de *Tupaia* la synonymie suivante :

LE GROS CLARK 1929	LE GROS CLARK 1930	BAUCHOT
N. pretectalis, dorsal element (large-celled)	Large-celled nucleus of the optic tract	N. lentiformis mesencephali
N. pretectalis, ventral element (small-celled)	Large-celled nucleus of the optic tract	Area pretectalis
N. posterior	N. pretectalis	N. posterior

Le noyau réticulé est très épais oralement, jusqu'à l'apparition du ganglion géniculé latéral ; il a alors une forme triangulaire, limité par la zone incertaine, le noyau géniculé latéral ventral et les noyaux ventraux (lame médullaire externe).

Le Gros Clark n'a pas analysé la zone incertaine, mais il a noté ses rapports étroits avec le noyau réticulé. Au niveau où ce dernier n'est plus au contact de la capsule interne par suite de l'interposition du noyau géniculé latéral ventral, on remarque un ensemble de cellules dont l'histologie est assez voisine, et qui appartiennent (Fig. 63) :

— les plus latérales, au noyau géniculé latéral ventral ; elles sont densément réparties et de taille moyenne ;

— les dorsomédiales, au noyau réticulé ; elles sont éparées et disposées en « nids » ;

— les ventromédiales, à la zone incertaine ; leur densité est intermédiaire entre celles des deux précédents noyaux ;

— les ventrales, au noyau péripédonculaire, situé le long du bord dorsal des pédoncules cérébraux ; les cellules sont typiques de la zone incertaine, mais elles sont isolées de cette dernière et s'orientent en alignements concentriques au pédoncule cérébral.

Le noyau subthalamique est particulièrement bien individualisé et encapsulé ; les cellules sont de grande taille, très denses et fortement colorées. L'extension du noyau subthalamique coïncide avec celle du corps mamillaire ; le noyau, ovale à grand axe parallèle aux pédoncules cérébraux, est surtout massif en avant, puis s'amincit en direction caudale ; il a ainsi, en coupe sagittale, un aspect piriforme. En décrivant, après cet amincissement caudal, un nouvel élargissement, à cellules éparées au milieu des fibres du

pédoncule cérébral, Le Gros Clark (1929 a) a confondu le noyau subthalamique et la portion antérieure de la Substantia nigra.

Le Gros Clark décrit un noyau entopédonculaire chez *T. minor*. L'examen de ses figures montre qu'il s'agit en fait du pôle caudal du pallidum. Le vrai noyau entopédonculaire, tel qu'il a été décrit chez *S. araneus*, situé dans le pédoncule cérébral au niveau du noyau subthalamique, n'existe pas chez *Tupaia*, sinon par quelques cellules éparses, trop rares pour une homologation sûre.

Les aires préoptiques sont peu développées, mais comportent les mêmes subdivisions que chez les Insectivores sensu stricto. Au niveau de la commissure rostrale, et sous elle, un groupe de cellules, aux caractères intermédiaires entre celles du noyau interstitiel de la strie terminale et du noyau préoptique médial, représente le noyau interstitiel de la commissure rostrale, qu'on ne trouve dans les Insectivores que chez *Potamogale* et *Galemys*. Le noyau suprachiasmatique, contrairement à celui des Macroscelididae, est de petite taille.

Les aires hypothalamiques antérieures sont courtes orocaudalement ; noyau ventromédial et hypophyse proximale ont une position antérieure. Le noyau neurosécrétoire supraoptique ⁽²⁷⁾ apparaît avec le chiasma optique à l'angle latéral de ce dernier, prend sa plus grande extension au niveau postérieur du chiasma, puis diminue rapidement de taille vers l'arrière. Le Gros Clark le subdivise en deux portions, ventrolatérale et dorsomédiale au tractus optique. En réalité, la disposition de ce noyau est analogue à celle qui a été décrite chez *Elephantulus* ; en outre, le corps du croissant est étiré et ne forme qu'une mince nappe de cellules reliant la corne antérolatérale à la corne postéromédiale.

Dans la région tubérienne, le noyau infundibulaire est bien mieux défini que chez les Insectivores sensu stricto, chez lesquels il apparaît plutôt comme une condensation cellulaire juxtaventriculaire. Une large zone sans cellules le sépare du noyau ventromédial, mais il passe sans transition au noyau périventriculaire postérieur. Le noyau ventromédial est très grand et nettement encapsulé ; le noyau dorsomédial, de contours très diffus, est mal délimité du noyau périventriculaire postérieur. Juste en arrière du

(27) Le Gros Clark (1929 a) n'a donné de l'hypothalamus que quelques détails concernant les noyaux neurosécrétoires, l'aire latérale et l'ensemble noyaux ventromédial-dorsomédial, auquel il donne le nom de N. hypothalamicus medialis.

noyau ventromédial une légère condensation cellulaire correspond certainement au noyau prémamillaire.

Il n'y a pas d'aire hypothalamique antérodorsale ; le noyau paraventriculaire est contigu au noyau réunien. L'aire dorsocaudale forme, comme chez les *Macroscelididae*, un vrai « noyau » postérieur, qui accompagne comme les ailes d'un papillon la lame ventrale du troisième ventricule. L'aire latérale, très réduite, est limitée au noyau interstitiel du faisceau télencéphalique médial (*medial forebrain bundle* des auteurs de langue anglaise). Au niveau du noyau ventromédial, cette aire comporte un amas de cellules superficielles de grande taille et fortement colorées, qui représente le noyau tubéromamillaire de Malone (1910).

Le noyau mamillaire médial comporte une masse oromédiane de faible densité, une partie orolatérale, surtout ventrale, plus dense, et une partie postérieure très dense. Le noyau supramamillaire ne coiffe que la région caudale du corps mamillaire. Le noyau mamillaire latéral occupe toute l'aire latérale à la moitié antérieure du corps mamillaire. Il est flanqué latéralement d'un amas de grosses cellules superficielles intensément colorées, le noyau paramamillaire (= intercalaire) ; ses cellules ont avec les cellules tubéromamillaires une parenté certaine.

III. — LE DIENCEPHALE DE GALAGO DEMIDOVII

Pour pouvoir comparer les structures diencephaliques des Tupaiidae, aux Insectivores sensu stricto d'une part, aux Subprimates de l'autre, il est nécessaire d'étudier l'architecture du diencephale des Lémuriens. *Galago demidovii*, provenant du Congo belge, choisi comme type de ces derniers, a l'avantage d'être lissencéphale, donc à un niveau d'évolution assez voisin de celui de *Tupaia* ⁽¹⁾. Les structures diencephaliques de *Galago* seront comparées à celles faites sur *Lemur* par Pines (1927) et sur *Tarsius* par Le Gros Clark (1930). La structure cytoarchitectonique du diencephale des Galagidae est encore inconnue ⁽²⁾.

a) PLAN SAGITTAL MÉDIAN ⁽³⁾

Comparé à celui de *Tupaia* (Fig. 18), le plan sagittal médian de *Galago* (Fig. 19) offre la même allure générale de cerveau massif et élevé ; n'examinons que les principales différences.

Le bulbe olfactif, bien plus petit en taille relative, est logé dans une encoche de la région orbitale ; la commissure rostrale n'est pourtant pas réduite ; la microsmie de *Galago* n'est en effet qu'apparente (Bauchot et Stephan, 1961).

Le télencéphale, et surtout le néocortex, sont très développés ; il existe un lobe frontal encore rudimentaire mais caractéristique. Le lobe occipital, directement lié à la vision, recouvre non seulement, comme chez *Tupaia*, tout le toit optique, mais aussi une bonne partie du vermis cérébelleux. Le toit optique est réduit et l'épiphyse fait saillie sous le corps calleux.

Le chiasma optique n'a pas une taille considérable. De ce point de vue, les Tupaiidae se rapprochent davantage des Macrosceli-

(1) Il est évident qu'un Lemuridae, comme *Microcebus*, eût été préférable ; je n'ai pu en obtenir de Madagascar.

(2) A l'exception de quelques noyaux, comme le ganglion géniculé latéral, étudié par Woollard et Beattie (1927).

(3) Kanagasuntheram et Mahran (1960) ont donné de *Galago senegalensis* un plan sagittal médian qui diffère assez nettement de celui de *G. demidovii*.

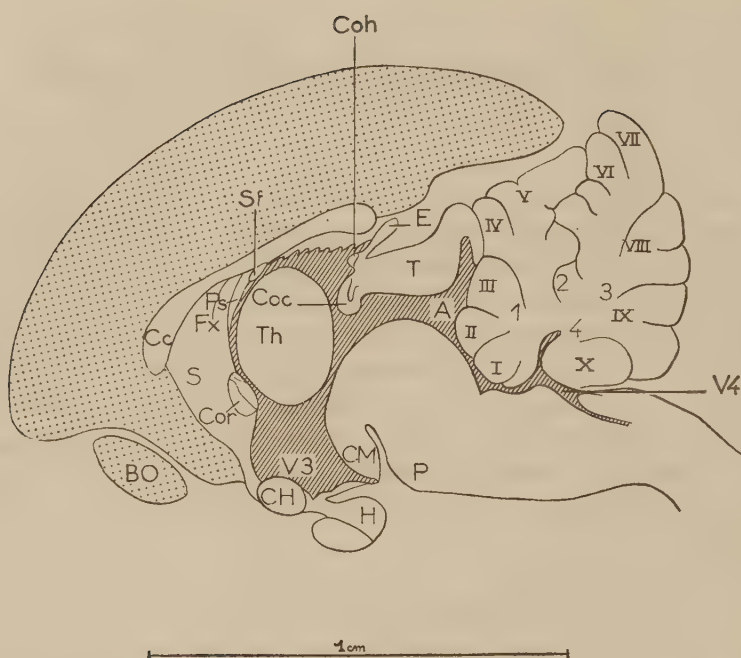


Fig. 19. — *Galago demidovii*. Plan sagittal médian. Remarquer la position du bulbe olfactif recouvert par le cortex.

didæ que des Lémuriens. L'arbre de vie cérébelleux est un peu plus simple que celui de *Tupaia*.

Commissures cérébrales, septum, hypophyse, corps mamillaire et tronc cérébral sont semblables à ceux de *Tupaia*.

b) ARCHITECTONIQUE DU DIENCÉPHALE

Trois séries de *Galago demidovii* ont été étudiées :

- 41, sagittale, 10 μ , colorations de Nissl et de Woelcke.
- 87, transversale, 20 μ , colorations de Nissl et de Woelcke.
- 125, horizontale, 10 μ , colorations de Nissl et de Woelcke.

La série 87 comporte treize photogrammes diencéphaliques distants l'un de l'autre de 320 μ .

L'épithalamus n'a de remarquable que sa position ; si l'on adopte les mêmes critères que précédemment (plan zéro pour le

début du thalamus dorsal, plan 100 pour la commissure caudale), l'épithalamus correspond chez *Galago* aux plans 60-100, c'est-à-dire que, tout en étant aussi étendu que chez *Tupaia* (50-88), il est plus postérieur. La strie médullaire, qui conduit les afférences habénulaires, n'est pas, comme dans toutes les espèces jusqu'ici étudiées, appliquée superficiellement à la surface du ventricule, mais elle forme en coupe transversale une masse ovale à grand axe vertical, séparant les noyaux antérieurs du noyau parataenial ; caudalement, quand les noyaux antérieurs ont disparu, la strie médullaire devient superficielle juste avant de pénétrer dans le noyau habénulaire latéral. Le faisceau rétroflexe est presque entièrement contenu dans la même coupe transversale ; il est donc vertical, et non oblique comme chez les Insectivores. Il faut remarquer d'ailleurs que le faisceau habénulopédonculaire de Meynert n'est « rétroflexe » que chez l'Homme.

L'épithalamus de *Lemur* a été figuré mais non étudié par Pines (1927). Chez *Tarsius*, Le Gros Clark note qu'on ne peut trouver, dans le noyau habénulaire médial, les deux régions décrites chez le Rat ou l'Opossum. En fait, chez *Galago* comme chez *Tupaia* et la plupart des Insectivores, la partie médiale et la partie latérale diffèrent l'une de l'autre par l'agencement des cellules, disposées en « nids » autour des faisceaux médullaires dans la région juxta-ventriculaire, et plus uniformément réparties dans la région profonde.

Les noyaux du groupe antérieur correspondent à la description faite par Pines (elle-même calquée sur celle de Friedemann — 1912 — chez le Cercopithèque). Le noyau antérieur principal se subdivise en une région dorsale (équivalente du noyau antéro-ventral) et une région ventrale (équivalente du noyau antéromédial) ; le noyau antérieur accessoire correspond au noyau antérodorsal. Chez *Tarsius*, Le Gros Clark identifie le noyau antérodorsal, le noyau principal (équivalent du noyau antéroventral), mais ne trouve pas de noyau antéromédial.

Dans le groupe antérieur (coupes 420-472), le noyau antérodorsal est toujours superficiel ; il débute en position latérale à la strie médullaire et occupe à lui seul, en coupe transversale, la partie médiale du tubercule antérieur ; ce tubercule n'a pas d'équivalent chez les Insectivores, ni chez *Tupaia*. On peut considérer sa présence comme caractéristique, dans la lignée Insectivores-Primates, d'une différenciation évolutive de ce groupe nucléaire.

Plus en arrière, le noyau antérodorsal forme à lui seul toute la coiffe du tubercule (Fig. 64). Les deux autres noyaux antérieurs ne sont pas médial et latéral, comme chez les Insectivores, mais ventral et dorsal. Le noyau antéroventral forme une masse arrondie, moins nettement encapsulée que chez *Tarsius*. Le noyau antéromédial a des limites nettes vers l'avant ; vers l'arrière, il devient plus difficile à distinguer du noyau ventral oral. Il réalise, sous le noyau parataenial réunien, une *pars reuniens* située juste en avant des noyaux central médian et submédial.

Sous le nom de noyau parataenial, Pines (1927), à la suite de Friedemann (1912) a incorporé à la fois les cellules du noyau parataenial, qui sont antérieures, et celles du noyau paraventriculaire, qui tapissent la lame dorsale du troisième ventricule. Le Gros Clark, chez *Tarsius*, donne du noyau parataenial une description correcte. Le noyau parataenial est assez développé chez *Galago*. Le long du bord médial de la strie médullaire, il forme une masse ovale verticale accolée au noyau paraventriculaire ; au niveau où le noyau antéromédial réalise une *pars reuniens*, le noyau parataenial différencie lui aussi une région médiale unie à sa symétrique ; caudalement, il subsiste sous forme de quelques cellules de grande taille, situées sous la strie médullaire, et séparant cette dernière du noyau médial (Fig. 64).

Le noyau médial se subdivise en deux noyaux élémentaires : M_1 , médial et magnocellulaire, M_2 , latéroventral et parvocellulaire. Les deux noyaux apparaissent simultanément, peu avant le pôle caudal du noyau parataenial. M_1 réalise avec son symétrique une *pars reuniens* immédiatement ventrale au noyau parataenial. M_2 vient s'accoler médioventralement au noyau intermédial (= rhomboïde) ; les cellules de ces deux derniers noyaux sont de type voisin, si bien que leur délimitation est difficile. Deux types cellulaires ont souvent été trouvés dans le noyau médial des Insectivores, mais jamais, même chez *Tupaia*, aussi nettement distincts que chez *Galago*. Par ailleurs, si M_1 a une histologie homogène, avec des cellules de taille et de densité constantes en tous points, M_2 , par contre, est surtout parvocellulaire à sa périphérie ; ses limites avec les noyaux paracentral ou central latéral sont peu précises, car les types cellulaires sont voisins.

Le noyau parafasciculaire entoure le faisceau rétroflexe dès que ce dernier s'isole à la pointe ventrale du noyau habénulaire latéral ; il semble se former aux dépens de M_2 ; caudalement, le

noyau parafasciculaire occupe la zone immédiatement postérieure aux deux noyaux médiaux, sans qu'on puisse distinguer, histologiquement, une zone médiane d'une zone latérale. Le noyau subparafasciculaire est d'homologation difficile. Le centre médian, par contre, a ici son aspect « Primates » caractéristique ⁽⁴⁾ (Fig. 65 b) ; il est situé latéralement au pôle caudal du noyau central médian, et sa masse est ventrale au noyau parafasciculaire. Il a la forme d'une lentille plan-convexe, la face plane appliquée contre le noyau médial, la face convexe dans le prolongement de la lame médullaire interne. Si, chez les Insectivores et chez *Tupaia*, le centre médian semble être une différenciation latérale du noyau parafasciculaire, il semble que chez *Galago*, comme chez les autres Primates, et chez *Tarsius* en particulier (chez *Lemur*, la description de Pines manque de précision), le centre médian apparaisse comme une différenciation interstitielle de la lame médullaire interne. Il y a probablement, de *Tupaia* aux Lémuriens, un déplacement du centre médian en direction oromédiale ; sinon, il faut admettre que le centre médian des Insectivores et celui des Primates ne sont pas homologues. La première hypothèse semble plus plausible, car de nombreuses autres espèces de Mammifères ont un centre médian plus caudal ; d'autre part, il reste à prouver que le centre médian a des rapports fonctionnels avec la lame médullaire interne ; si ces rapports ne sont que de contiguïté, le problème disparaît. Rioch, dans sa note sur le centre médian (1931), fait justement remarquer que ce noyau, chez les Primates, est construit, non pas parmi les fibres de la lame médullaire interne, mais médialement à elles ; ces fibres isolent parfaitement le centre médian du noyau ventral caudal, ainsi que du pulvinar. On ne trouve rien de comparable chez les Insectivores ni chez *Tupaia*, et il existe une nette solution de continuité à cet égard entre Insectivores et Primates. On peut donc admettre l'homologie du centre médian des Insectivores avec celui des Primates, mais avec une différence dans le degré d'élaboration qui se situe entre Tupaiidae et Lémuriens.

La topographie et l'architectonique des noyaux médians est normale en ce qui concerne les noyaux paraventriculaire, central, réunien et interventral, ce dernier très réduit, comme chez *Tupaia*. Le noyau intermédiaire (= rhomboïde), qui unit les deux noyaux

(4) Il est douteux que, chez *Lemur*, ce noyau n'apparaisse pas nettement, comme l'affirme Sachs (1909). Pines (1927), d'ailleurs, en parle comme d'une masse nucléaire bien individualisée.

médiaux M_2 , a une forme losangique nette ; il est situé dorsalement au noyau central médian, et postérieur au noyau antéromédial réunien. Le noyau submédial est situé sous le noyau central médian ; il comporte une masse médiane impaire à cellules denses et de taille moyenne, et une portion latérale à grosses cellules, qui se poursuit loin en arrière et est très nettement encapsulée. Cette portion est en liaison latérale constante avec le noyau ventral intermédiaire. Elle correspond au noyau appelé « x » par Le Gros Clark chez *Tarsius* (1930) ; cette différenciation existe également chez *Lemur*, mais Pines ne l'a pas décrite. Cet aspect de masse sphérique, nettement encapsulée ⁽⁵⁾, semble confirmer l'hypothèse qui fait de ce noyau l'équivalent du N. rotundus des Reptiles. Il est curieux de constater que cette structure n'apparaît pas chez les Insectivores, même les plus primitifs.

La portion dorsale du complexe latéral comporte les trois divisions classiques ; le noyau dorsal superficiel n'est pas séparable du noyau dorsal oral ; ce dernier apparaît postérieur et latéral au noyau antéroventral et se poursuit vers l'arrière, sans augmenter de volume, jusqu'au niveau du ganglion habénulaire. Dès son pôle antérieur, le noyau dorsal oral est accompagné ventralement d'une masse de cellules qu'on ne sait trop attribuer au noyau ventral oral sous-jacent, ou au noyau dorsal intermédiaire déjà différencié. La présence de cette masse justifie donc l'isolement de la portion tout à fait orale du complexe latéral, sous le nom de N. lateropolaris (décrit par Pines — 1927 — et repris par Hassler — 1959 — chez l'Homme) ; on ne peut, dans cette région, séparer ce qui est dorsal de ce qui est ventral. Très vite caudalement toutefois, les rapports nucléaires deviennent clairs, et le noyau dorsal intermédiaire surmonte avec une démarcation nette le noyau ventral oral latéralement et le noyau ventral intermédiaire médialement.

Les limites entre le noyau dorsal intermédiaire et la masse nucléaire caudale, qui mérite le nom de « Pulvinar », sont uniquement fournies par un agencement différent des cellules. L'homologation du pulvinar au noyau dorsal caudal est aisée ; néanmoins, le terme de pulvinar est classique chez les Primates, et l'on peut le conserver. Le pulvinar se subdivise en masses élémentaires qui correspondent à des distinctions topographiques plutôt qu'architectoniques. Sur coupes transversales, et d'avant en arrière, les sub-

(5) Bien décrite également par Sloane (1951) chez le Vison.

divisions du pulvinar sont numérotées de 1 à 5. Histologiquement, seuls Pu_3 (parvocellulaire) et Pu_5 (magnocellulaire) diffèrent du type normal relativement homogène, à cellules moyennes.

— Pu_1 , ventral au noyau dorsal intermédiaire, au niveau d'apparition du noyau ventral caudal, s'appuie sur la lame médullaire latérale ; il est recouvert caudalement par Pu_2 .

— Pu_2 succède au noyau dorsal oral, puis au noyau dorsal intermédiaire ; il s'appuie médialement sur le noyau central latéral, puis sur Pu_3 , ventralement sur Pu_1 , puis sur Pu_4 ; il s'étend loin en arrière ; resté constamment superficiel, il a pour limite ventrale Pu_5 , et pour limites médiales l'aire prétectale et le noyau limitant.

— Pu_3 apparaît vers le niveau moyen de l'ensemble du pulvinar ; ses voisins médiaux sont le noyau parafasciculaire et le centre médian, puis l'aire prétectale et le noyau limitant ; ventralement, il s'appuie sur le noyau ventral caudal.

— Pu_4 , un des mieux délimités, forme une masse triangulaire qui atteint latéralement la surface thalamique au-dessus du noyau géniculé latéral dorsal ; limité par Pu_2 , Pu_5 et Pu_3 , il disparaît presque aussitôt.

— Pu_5 , le plus caudal, a des cellules de grande taille ; on peut le qualifier de pars suprageniculata, car il recouvre constamment, dorsalement, le ganglion géniculé latéral en avant, le ganglion géniculé médial en arrière.

La Fig. 65 donne la succession des cinq subdivisions du pulvinar en coupes transversales.

La partie ventrale du complexe latéral comporte, comme chez les Insectivores, trois noyaux qui se succèdent orocaudalement, chacun pouvant être à son tour plus ou moins légitimement subdivisé en parties médiale et latérale.

Le noyau ventral oral est visible sous le noyau antéromédial, au niveau de pénétration du tractus mamillothalamique ; on peut le subdiviser en trois parties orientées obliquement : la partie médiale ($Vo m$), réduite au plan médian en avant, plus large postérieurement ; la partie intermédiaire ($Vo im$), qui contient le faisceau de Vicq d'Azyr, et reste peu développée ; la partie latérale enfin ($Vo l$) très grande oralement, où elle occupe toute la place située entre les noyaux antéromédial et réticulé, peu à peu lami-

née caudalement par l'interposition, entre la lame médullaire interne et elle, du noyau ventral intermédiaire.

Le noyau ventral intermédiaire est très caractéristique. Ventrolatéral au pôle caudal du noyau antéromédial, et latéral au noyau central médian, il reste accolé sur toute sa longueur à la lame médullaire interne, et sépare de cette dernière le noyau ventral oral en avant, les noyaux ventraux caudal et médial dans sa région tout à fait postérieure. On peut diviser le noyau ventral intermédiaire en parties médiale et latérale, mais cette distinction est plus topographique qu'histologique.

Le noyau ventral médial, antérieur au noyau ventral caudal, entoure le faisceau mamillothalamique, avant que ce dernier ne pénètre dans le noyau ventral oral intermédiaire ; il est ventral aux noyaux ventral intermédiaire et submédial, latéral au noyau interventral et dorsal à la zone incertaine, dont il est séparé par la lame médullaire externe, d'ailleurs très mince. Latéralement, le noyau ventral médial est d'abord accolé au noyau ventral oral, puis au noyau ventral caudal.

Le noyau ventral caudal apparaît au même niveau transversal que le pulvinar, qui forme sa limite dorsale ; latéralement, le noyau réticulé, la lame médullaire latérale, puis le noyau géniculé latéral dorsal viennent à son contact ; ventralement, il s'appuie sur la lame médullaire externe puis, dans sa partie caudale, sur le ganglion géniculé médial ; médialement enfin, il a pour limites, d'avant en arrière, les noyaux ventraux médial et intermédiaire, puis le noyau paracentral, l'aire dorsocaudale et le centre médian, enfin le noyau limitant. Le noyau ventral caudal n'est pas homogène dans toute son étendue ; indépendamment de sa subdivision topographique en parties médiale et latérale, on peut le subdiviser histologiquement en :

— une portion parvocellulaire, dorsomédiale et antérieure, associée à la lame médullaire interne ;

— une portion magnocellulaire, formant une bande oblique oroventrale - caudodorsale ; cette région, plus étendue que les autres, a des zones médiale et latérale à agencement cellulaire différent ;

— une seconde portion parvocellulaire, ou *pars ventralis*, qui semble correspondre au noyau « ventropostérieur ventral » décrit chez de nombreux Mammifères.

Le ganglion géniculé latéral est postérieur et ventral chez *Galago* ; cette situation apparaît dans les reconstructions de la Fig. 20, qu'on peut comparer aux reconstructions analogues faites

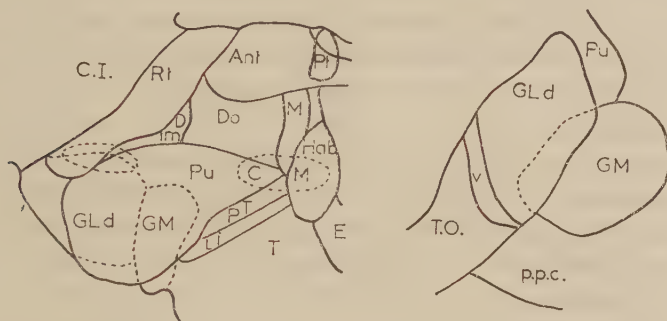


Fig. 20. — *Galago demidovii*. Reconstruction des régions thalamiques. A gauche, en projection sur la paroi dorsale ; à droite, en projection sur la paroi latérale. Remarquer la position réciproque des deux ganglions géniculés et, pour le ganglion géniculé latéral, la position antérieure du noyau ventral. Comparer à la Fig. 3.

chez *S. araneus* (Fig. 3). Le noyau géniculé latéral ventral, très petit, est l'homologue du Griseum pregeniculatum des Primates. Le noyau géniculé latéral dorsal, qui forme la portion la plus latérale du diencéphale, n'a pas subi, chez *Galago*, l'inversion décrite par Le Gros Clark (1932 a) dans la lignée des Primates ; sa structure est identique à celle que cet auteur a donnée de *Lemur*. Toutefois, la comparaison avec les photogrammes de Pines (1927) montre des couches cellulaires moins vallonnées chez *Galago*, ce qui correspond à un degré d'évolution moindre ; la lamination est assez confuse, mais semble être du type quatre, avec dédoublement partiel d'une couche. De ce point de vue, *Tarsius*, décrit par Le Gros Clark, montre un degré évolutif nettement supérieur.

Chez *Galago*, le noyau géniculé latéral dorsal ⁽⁶⁾ comporte :

- une couche 1, dorsomédiale, à peu près rectiligne ;
- dans la zone ventrolatérale, les couches 3 et 4 incurvées de telle sorte que leurs extrémités sont voisines de celles de la cou-

⁽⁶⁾ Chez *Galago*, le ganglion géniculé latéral est orienté, non pas horizontalement, comme l'affirment Woollard et Beattie (1927), mais obliquement, ce qui correspond, d'après Chacko (1954), à un stade évolutif intermédiaire entre *Tupaia* (orientation verticale) et *Lemur* (orientation horizontale).

che 1, tandis que la portion principale suit la paroi externe du thalamus, puis s'infléchit dorsalement le long du ganglion géniculé médial ;

— enfin, entre les couches 1 d'une part, 3 et 4 de l'autre, une zone centrale, épaisse ventralement, qu'on peut considérer comme la couche 2 ; elle se dédouble plus ou moins, et de façon inconstante quand on suit le noyau orocaudalement, au contact de la couche 1.

La coupe sagittale montre la même disposition : les couches les plus ventrales sont bien distinctes et magnocellulaires ; la couche dorsomédiale est assez nette, mais les cellules qui la composent sont plus grosses en arrière qu'en avant. La couche centrale enfin est totalement parvocellulaire.

Le ganglion géniculé médial est médial au ganglion géniculé latéral, et non plus ventromédial comme chez les Insectivores ; il apparaît dans la région postérieure du noyau ventral caudal, mais s'en distingue aisément par la présence d'une capsule périphérique. Il est toujours facile de définir ses limites, sauf dorsomédialement ; dès son pôle antérieur, en effet, le ganglion géniculé médial est recouvert par le noyau supragéniculé, fait de grosses cellules fortement colorées et peu denses. Le noyau supragéniculé est très grand chez *Galago*, et ses cellules sont d'autant plus typiques qu'elles sont situées loin du ganglion géniculé médial ; elles ont alors de grandes ressemblances avec les cellules du noyau limitant d'ailleurs voisin ; caudalement, les différences entre le ganglion géniculé médial et le noyau supragéniculé s'estompent. Le Gros Clark a décrit chez *Tarsius* un noyau supragéniculé homologue de celui de *Galago* ; chez *Lemur*, il semble que Pines (1927) l'ait considéré comme une partie de son pulvinar (p γ).

Pines n'a pas distingué d'aire prétectale chez *Lemur* ; il est probable qu'il l'a incluse dans son pulvinar. Quant à Le Gros Clark, nous avons vu, à propos de *Tupaia*, la diversité de nomenclature qu'il a utilisée (noyau prétectal ; noyau magnocellulaire du tractus optique). Chez *Galago*, il existe un noyau prétectal, un noyau limitant, mais pas de noyau postérieur. Il n'y a aucune difficulté à homologuer les noyaux prétectaux de *Galago* et de *Tarsius* à l'aire prétectale des Insectivores. Le noyau postérieur des Insectivores semble avoir pour équivalent le noyau limitant ; si l'on fait abstraction de la taille inhabituelle de ses cellules, ce dernier

occupe en effet chez *Galago* un emplacement analogue à celui du noyau postérieur des Insectivores. Son pôle oral est ventromédial à l'aire prétectale, et son prolongement caudal est toujours plus ventral et plus postérieur. De plus, le noyau supragéniculé peut être envisagé comme l'équivalent de la *pars posterolateralis* du noyau postérieur, qui accompagne chez les Insectivores le ganglion géniculé médial sur sa face interne ⁽⁷⁾. Dès lors, il est évident que le noyau décrit par Le Gros Clark comme noyau magnocellulaire du tractus optique chez *Tarsius* est l'équivalent, dans sa partie postérieure, du noyau limitant des Primates, mais n'est pas l'équivalent du noyau du même nom décrit par cet auteur chez *Macroscelides* (1928) ; dans ce dernier cas, il s'agit, à mon avis, du N. lentiformis mesencephali. On peut encore ajouter à l'appui de cette thèse que, par rapport à l'aire prétectale, le noyau postérieur (et ses équivalents chez les Primates) sont ventraux, alors que le noyau du tractus optique est dorsal. Chez *Tarsius* toutefois, les structures sont plus complexes ; par suite de la distorsion provoquée par le brusque accroissement du pulvinar, le N. lentiformis mesencephali passe de la position dorsale à la position dorsomédiale ; dans ce cas, la région du noyau limitant qui atteint la surface thalamique immédiatement médiale à l'aire prétectale pourrait être l'équivalent du noyau magnocellulaire du tractus optique ⁽⁸⁾.

Le noyau réticulé débute par une zone massive immédiatement postérieure au noyau interstitiel de la strie terminale. Il s'aminuit ensuite beaucoup et forme une coque latérale aux noyaux dorsaux et ventraux (Fig. 64). Vers le haut, cette coque limite son extension au noyau antérodorsal puis au noyau dorsal intermédiaire ; ventralement, elle est continue avec la zone incertaine. Dès l'apparition du pulvinar, le noyau réticulé s'épaissit à nouveau mais se restreint au contact des noyaux dorsaux. On note alors l'interposition, entre le noyau réticulé et le complexe latéral, de la lame médullaire latérale (présente également chez *Tupaia*, mais pas chez les Insectivores) ; le noyau réticulé se termine au niveau du centre médian, peu après l'apparition du ganglion géniculé latéral (Fig. 65 b).

(7) Cette hypothèse est contraire à celle de Le Gros Clark (1933 c) qui voit dans le noyau supragéniculé une différenciation des noyaux dorsaux.

(8) A l'appui de cette thèse, Le Gros Clark suggère d'ailleurs, dès 1933, que le noyau limitant est hétérogène.

On a souvent opposé la minceur du noyau réticulé chez les Primates à sa grande épaisseur chez les Mammifères primitifs, et conclu à une évolution régressive de ce noyau au cours de la phylogénèse ; en fait, la minceur de ce noyau s'explique chez *Galago* par le fait qu'il doit envelopper un volume thalamique bien plus grand ⁽⁹⁾.

Le noyau périponcuaire est réduit à quelques cellules qu'on peut difficilement distinguer de celles du noyau géniculé latéral ventral.

Le noyau subthalamique est de grande taille, et enveloppé d'une capsule épaisse ; ses rapports topographiques sont normaux. Le noyau entopédonculaire est une formation massive superficielle sous le pédoncule cérébral, au niveau caudal du corps mamillaire ; la distinction entre ce noyau et le pallidum est facilitée par la présence d'un hiatus entre eux ; les dernières cellules du pallidum (coupes 488) sont situées loin en avant du noyau entopédonculaire (coupe 568), dont les cellules, par leur faible colorabilité, se distinguent aisément de celles de la Substantia nigra voisine.

Ni Pines (1927) ni Le Gros Clark (1930) n'ont décrit l'hypothalamus des Prosimiens dont ils avaient fait l'étude. La seule donnée d'ensemble sur ce sujet est l'étude de Feremutsch (1957) ⁽¹⁰⁾. En fait, l'hypothalamus de *Galago* est bien trop proche de celui des Insectivores pour nécessiter une description détaillée.

La région préoptique est assez grande et l'aire périventriculaire nettement différenciée. Le noyau suprachiasmatique, de forme ovoïde, est bien découpé. Entre les aires hypothalamiques antérieures, latérale et médiale, le faisceau du fornix s'entoure d'un noyau périfornical mieux structuré que chez les Insectivores, et plus facile à délimiter à sa périphérie. Le noyau supraoptique, court orocaudalement, a toujours une section ovoïde ; il est séparé des formations voisines, latéralement et dorsalement par l'area

⁽⁹⁾ On peut évaluer le nombre de cellules du noyau réticulé à 69.000 chez *Galago* et à 55.000 chez *Erinaceus*, de poids encéphalique voisin. *Galago* a un noyau réticulé d'une épaisseur moyenne de 250 μ ; chez *Erinaceus*, cette épaisseur est de l'ordre du millimètre.

⁽¹⁰⁾ Feremutsch n'a donné que les grandes lignes de l'organisation de l'hypothalamus de quelques Lémuriens. Il n'analyse qu'un très petit nombre de noyaux : supraoptique, paraventriculaire, suprachiasmatique, ventromédial, paramamillaire (= intercalaire), et d'aires hypothalamiques : antéromédiale et latérale.

Cette note avait été précédée d'une notule introductive en 1955.

zonalis telencephali, dorsomédialement par un espace sans cellules au sein de l'aire hypothalamique antérolatérale. Le noyau paraventriculaire, de même, forme une masse très dense et très homogène, isolée sur sa face latérale par une zone sans cellules ; la région postérieure, très réduite, se confond avec la zone incertaine.

Les divers noyaux tubériens ont une disposition normale. Le noyau ventromédial, très développé, forme à lui seul presque toute la masse hypothalamique ventrale au fornix, à l'exception de l'angle médial occupé par le noyau infundibulaire. L'aire dorsocaudale mérite, comme chez les Macroscelididae et les Tupaiidae, le nom de noyau hypothalamique postérieur, par suite de ses limites nettes et de la constance de ses caractères histologiques. Le noyau préammillaire, petite condensation cellulaire latérale au noyau périventriculaire postérieur, forme une masse ovoïde séparée de l'aire latérale voisine par une étroite zone sans cellules.

Les noyaux réunien et paraventriculaire sont séparés par l'aire hypothalamique dorsale. L'aire latérale, très réduite, est limitée au voisinage du faisceau télencéphalique médial, dont elle représente le noyau interstitiel. Dans cette aire latérale, quelques grosses cellules superficielles, contiguës au pallidum en avant, représentent le noyau tubéromamillaire. Ce dernier noyau est en continuité, vers l'arrière, avec le noyau paramamillaire (= intercalaire). Je n'ai pu trouver, dans cette région, l'équivalent des *N. tuberculi lateralis* décrits chez les Primates ⁽¹¹⁾. Le noyau supramamillaire est peu net ; ses cellules sont relativement petites. Dans sa portion caudale, il est limité par le nerf oculomoteur commun (III). Le noyau mamillaire latéral, qu'on pourrait qualifier ici d'antérieur, est situé autour du faisceau mamillothalamique, entre le fornix et le plan médian. Le noyau mamillaire médial, assez homogène, ne différencie que la zone médiane, à petites cellules verticales.

c) CONCLUSION SUR LES LÉMURIENS

La comparaison entre *Galago*, Lémurien lissencéphale, et *Tupaia*, fera l'objet d'un chapitre ultérieur. Remarquons simplement ici que, si l'on voit apparaître chez *Tupaia*, et se développer chez *Galago* des structures qui sont caractéristiques des Primates,

(11) Feremutsch (1957) est parvenu à une constatation analogue.

jamais on n'observe de vraie « cassure » entre eux. Le « saut » que semble faire l'évolution se situe parfois entre Insectivores sensu stricto et *Tupaia*, souvent entre *Tupaia* et *Galago*, plus rarement entre Euinsectivores et Macroscelididae. Décider des limites à donner à l'ordre des Insectivores est donc une affaire d'appréciation personnelle ou, si l'on préfère, dépend de l'importance que l'on donne aux divers critères ; en faisant intervenir, dans le chapitre suivant, des considérations quantitatives, on introduit des données supplémentaires qui permettront sans doute de résoudre plus facilement ce problème.

DEUXIEME PARTIE

ANALYSE QUANTITATIVE

Parmi les critères utilisés pour la délimitation architectonique des noyaux diencéphaliques, seuls les critères topographiques ont été envisagés jusqu'ici. Le présent chapitre a pour but de décrire et d'analyser les critères histologiques. Le volume nucléaire ⁽¹⁾, la taille et la densité cellulaires, susceptibles d'être mesurés, sont analysés par la méthode de régression (référence : poids somatique) ; les autres critères sont purement descriptifs (forme et structure cellulaires).

Cette étude sera menée noyau après noyau, et tendra surtout à dégager ce qui est commun aux diverses espèces. Elle sera précédée d'une liste synonymique des principaux termes de nomenclature qu'on peut trouver dans la littérature ⁽²⁾.

(1) « Nucléaire » ou « noyau » a toujours le sens de *griseum*, amas de cellules. L'organite intracellulaire est appelé caryon.

(2) Les listes synonymiques ne sont pas complètes ; on peut se reporter, pour les auteurs anciens, aux synonymies déjà établies, en particulier celles de Rioch (1929) et de Rioch, Wislocki et O'Leary (1940). Dans les listes que j'ai établies, des appellations telles que :

— N. hypothalamicus ventromedialis et N. ventromedialis hypothalami,

— Area preoptica medialis et Medial preoptic area,

ont été tenues pour synonymes et groupées sous la même rubrique.

Une appellation très largement admise est suivie de : « Tous auteurs, sauf : ... ».

Ces divers procédés ont pour but d'alléger au maximum une énumération fastidieuse et pourtant très utile.

I. — CONSIDERATIONS PRELIMINAIRES

L'analyse quantitative par la méthode de régression fournit pour chaque grandeur mesurée (par référence au poids somatique), l'écart-type, le coefficient de corrélation et la constante d'équilibre. De cette dernière, on déduit pour les espèces étudiées les indices origine, puis les indices de relation ⁽¹⁾. Ces derniers ne sont vraiment comparables d'une relation à l'autre que si la constante d'équilibre est identique. Aussi est-il nécessaire de déterminer, pour chacun des trois groupes de relations :

- Volume nucléaire par rapport au poids somatique,
- Taille cellulaire par rapport au poids somatique,
- Densité cellulaire par rapport au poids somatique,

la constante d'équilibre moyenne, soit :

- Volumes nucléaires : $a = 0,58$
- Tailles cellulaires : $a = 0,07$
- Densités cellulaires : $a = - 0,54$

Quelques remarques s'imposent. La première concerne la valeur de la constante d'équilibre pour les volumes nucléaires ($a = 0,58$). Cette constante est inférieure à celle de la relation « Poids encéphalique par rapport au poids somatique » ($a = 0,65$) ; on peut en déduire que, dans le phylum des Insectivores, le diencephale a évolué « moins vite » que l'ensemble du cerveau, moins vite que le télencéphale en particulier. Le diencephale est donc une région cérébrale relativement « stable ».

La constante d'équilibre de la taille cellulaire est très faible. A partir d'une constante d'équilibre « Volume nucléaire par rapport au poids somatique » de l'ordre de 0,58, on pouvait escompter pour une dimension quadratique une constante de l'ordre de : $0,58 \times 2/3 = 0,38$ ⁽²⁾, et pour une dimension linéaire, une cons-

(1) Voir pages 27-29. Rappelons que l'indice de relation (b/T %) est le pourcentage de l'indice origine de chaque espèce (b), par rapport à la moyenne des indices origine des huit espèces purement terrestres (T).

(2) C'est effectivement la valeur trouvée dans l'étude de la relation « Surface de la Commissura media par rapport au poids somatique » (Bauchot et Stephan, 1961).

tante d'équilibre de l'ordre de : $0,58 \times 1/3 = 0,19$ ⁽³⁾. Il en résulte que les petites espèces ont des cellules nerveuses plus grandes que leur taille théorique.

Les densités cellulaires ont une constante d'équilibre négative ; les petites espèces ont donc des noyaux plus denses que les grandes ⁽⁴⁾.

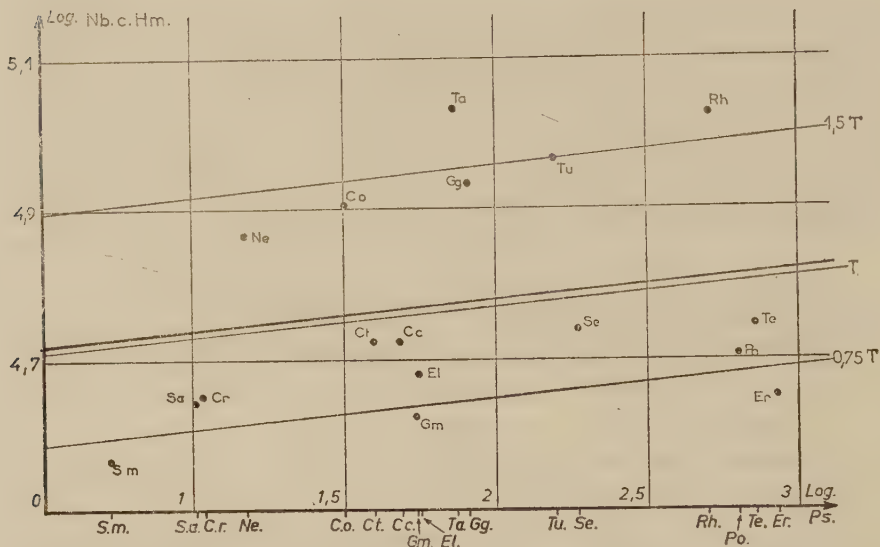


Fig. 21. — Relation « Nombre de cellules du noyau habéculaire médial / Poids somatique ». Coordonnées logarithmiques.

Le nombre de cellules nerveuses d'un noyau étant le produit de la densité cellulaire cubique par le volume nucléaire, ce nombre doit avoir lui-même une constante d'équilibre très faible (de l'ordre de : $0,58 - 0,54 = 0,04$) ⁽⁵⁾. Le nombre de cellules de la plupart des noyaux a été calculé, mais comme cette donnée résulte

⁽³⁾ Ce calcul ne s'applique en fait qu'aux dimensions linéaires des volumes nucléaires (par exemple, la longueur du corps calleux dans le plan sagittal médian), et non à celles des éléments constitutifs (cellules, fibres). Lapicque (1943) a montré que dans ce dernier cas le nombre d'éléments constitutifs joue un rôle important. La constante d'équilibre qu'il donne des dimensions linéaires élémentaires ($a = 0,10$) est légèrement supérieure à celle que j'ai trouvée (0,07).

⁽⁴⁾ Il existe un phénomène analogue dans le cortex cérébral (Barasa, 1960).

⁽⁵⁾ Le calcul mathématique fait à titre d'exemple pour le noyau habéculaire médial donne une constante d'équilibre effective de : $a = 0,042$. La Fig. 21 permet d'apprécier en outre la grande variabilité du nombre de cellules d'un noyau, d'une espèce à l'autre.

d'estimations faites avec une certaine marge d'erreur, il n'a pas été jugé utile d'étudier quantitativement les relations « Nombre de cellules par rapport au poids somatique ». Ce nombre ne sera donné qu'à titre purement indicatif.

Il est nécessaire enfin, puisque la taille cellulaire a une constante d'équilibre plus petite que celle qu'on pouvait attendre, de faire intervenir une autre notion, celle d'« encombrement cellulaire ». Ce que l'œil perçoit le plus facilement sur des coupes colorées par la méthode de Nissl, c'est en effet la proportion de ce qui est coloré en violet (les cellules) par rapport au fond. On peut

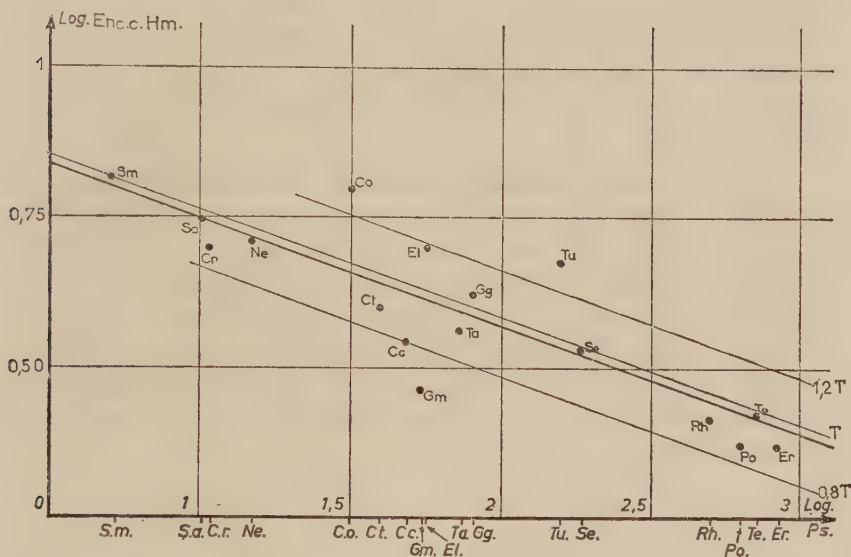


Fig. 22. — Relation « Encombrement cellulaire du noyau habénulaire médial / Poids somatique ». Coordonnées logarithmiques.

faire un calcul approché de cet encombrement (que l'on peut traduire en pourcentage) en faisant par mm^2 le produit du carré de la taille cellulaire moyenne par la densité quadratique. Théoriquement, la constante d'équilibre des relations « Encombrement cellulaire par rapport au poids somatique » doit être de l'ordre de $a = -0,22$. Les noyaux sont donc d'autant plus « aérés » que l'espèce est plus grande (Fig. 22).

II. — LE DIENCEPHALE ET SES GRANDES SUBDIVISIONS

A) LE DIENCEPHALE CONSIDERE DANS SON ENSEMBLE

On ne peut analyser, du diencéphale considéré dans son ensemble, que le volume et le nombre total de cellules. Le volume résulte d'une mesure planimétrique directe ; le nombre de cellules est la somme du nombre de cellules de tous les noyaux, et du nombre de cellules des aires hypothalamiques, pour lesquelles a été estimée une densité cellulaire moyenne. Les résultats sont groupés dans le tableau n° 9 ⁽¹⁾ :

Le volume diencéphalique augmente avec le degré de céphalisation des espèces. L'ordre fourni par les indices de relation mérite qu'on s'y arrête ; le classement comporte dans les huit premières espèces, Soricidae, Tenrecinae et Erinaceidae, familles toutes trois primitives, puis les Chrysochloridae groupés, les Talpinae, les Macroscelididae, et enfin les Tupaiidae et Galagidae. Les trois espèces semi-aquatiques sont mieux classées que leurs correspondants taxonomiques terrestres ; leur diencéphale est en moyenne moitié plus volumineux :

$$\text{— Gm / Ta} = 1,53$$

$$\text{— Po / Se} = 1,45$$

$$\text{— Ne / Sm} = 1,48$$

Le nombre de cellules donne lui aussi un classement conforme à la phylogénèse, quoique peut-être moins rigoureux dans le détail. Entre *Sorex minutus* (Poids encéphalique = 0,10 g) et *Galago* (Pe = 3,25 g), le nombre total de cellules diencéphaliques varie comme 1 et 5, alors que le poids encéphalique varie comme 1 et 32, et le volume diencéphalique comme 1 et 26. Des facteurs régulateurs viennent donc limiter, chez les petites espèces, la raréfaction du nombre de cellules nerveuses attachées à une fonction déterminée.

⁽¹⁾ Aux quinze espèces d'*Insectivores* sensu stricto sont adjoints *Tupaia* et *Galago*. Les sigles abrégatifs des diverses espèces se trouvent page 10.

Tableau N° 10. Grandes subdivisions diencephaliques.

	Soricidae terrestres	Insectiv. terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Epithalamus</u> . Ecart-type	0,1847	0,4860	0,4330
Coeff. corrélation	0,9604	0,9861	0,9490
Constante d'équilibre	0,634	0,603	0,623
<u>Thalamus</u> . Ecart-type	0,1686	0,5039	0,5284
Coeff. corrélation	0,9765	0,9638	0,8743
Constante d'équilibre	0,588	0,611	0,700
<u>Hypothalamus</u> . Ecart-type	0,1455	0,5224	0,4653
Coeff. corrélation	0,9154	0,9791	0,9509
Constante d'équilibre	0,476	0,643	0,670

Tableau N° 11. Grandes subdivisions diencephaliques.

Espèces	Indices de relation			Nombre de cellules (10 ⁻³)		
	Epith.	Thal.	Hypoth.	Epith.	Thal.	Hypoth.
<u>S. minutus</u>	80	75	74	52	247	308
<u>S. araneus</u>	84	89	88	55	244	444
<u>C. russula</u>	110	92	96	60	223	356
<u>Neomys</u>	127	121	99	88	341	415
<u>C. occidentalis</u>	90	79	68	96	354	625
<u>Chlorotalpa</u>	168	148	120	65	184	459
<u>Chrysochloris</u>	176	150	140	76	271	677
<u>Galemys</u>	177	271	198	71	597	687
<u>Elephantulus</u>	146	211	170	70	645	731
<u>Talpa</u>	138	167	141	129	387	564
<u>Galago</u>	164	544	219	115	1441	1614
<u>Tupaia</u>	218	434	212	153	1360	1392
<u>Setifer</u>	105	98	138	90	356	591
<u>Rhynchocyon</u>	206	330	191	126	870	1065
<u>Potamoqale</u>	112	199	128	80	720	715
<u>Tenrec</u>	77	59	80	75	236	528
<u>Erinaceus</u>	115	140	115	78	429	717

Tableau N° 12. Grandes subdivisions diencephaliques.

Espèces	Volumes %			Nombre de cellules %		
	Epith.	Thal.	Hypoth.	Epith.	Thal.	Hypoth.
<u>S. minutus</u>	2,3	55,5	42,2	8,6	40,7	50,7
<u>S. araneus</u>	2,0	55,3	42,7	7,4	32,8	59,8
<u>C. russula</u>	2,5	53,8	43,7	9,4	34,9	55,7
<u>Neomys</u>	2,5	59,7	37,8	10,4	40,2	49,4
<u>C. occidentalis</u>	2,6	57,9	39,5	8,9	32,9	58,2
<u>Chlorotalpa</u>	2,6	59,5	37,9	9,2	25,9	64,9
<u>Chrysochloris</u>	2,6	56,4	41,0	7,4	26,5	66,1
<u>Galemys</u>	1,6	62,3	36,1	5,2	44,0	50,8
<u>Elephantulus</u>	1,6	60,2	38,2	4,8	44,6	50,6
<u>Talpa</u>	3,4	59,0	37,6	11,9	35,8	52,3
<u>Galago</u>	0,9	75,0	24,1	3,6	45,4	51,0
<u>Tupaia</u>	1,4	71,2	27,4	5,3	46,8	47,9
<u>Setifer</u>	2,7	46,9	50,4	8,7	34,3	57,0
<u>Rhynchocyon</u>	1,6	67,6	30,8	6,1	42,2	51,7
<u>Potamoqale</u>	1,4	65,3	33,3	5,3	47,5	47,2
<u>Tenrec</u>	2,4	47,2	50,4	8,9	28,1	63,0
<u>Erinaceus</u>	1,9	59,8	38,3	6,4	35,0	58,6

B) LES GRANDES SUBDIVISIONS DU DIENCEPHALE

Toutes les données numériques analysées dans ce chapitre sont groupées en annexe dans les tableaux 98 à 100.

Analysons comme précédemment volume et nombre de cellules des grandes subdivisions diencephaliques, à savoir :

— l'épithalamus (ganglion de l'habénula, dont le rôle probable est « olfactif ») ;

— le thalamus (sensitif, c'est-à-dire tout le thalamus dorsal, plus certains éléments du thalamus ventral : noyau géniculé latéral ventral, portion ventrale du ganglion géniculé médial, noyau réunien, noyau réticulé) ;

— l'hypothalamus (viscéro-moteur, comportant, outre l'hypothalamus sensu stricto, les éléments restants du thalamus ventral et le subthalamus).

Les résultats sont résumés dans le tableau n° 10.

Les indices de relation « Volume par rapport au poids somatique » et le nombre total de cellules, pour les trois grandes subdivisions diencephaliques, sont donnés dans le tableau n° 11.

Les pourcentages du volume de chaque partie au volume diencephalique, ou du nombre de cellules de chaque partie au nombre de cellules du diencephale, donnent des résultats différents (tableau n° 12).

Les coefficients de corrélation sont élevés, et les constantes d'équilibre du lot de référence (Insectivores terrestres) peu éloignées de la constante moyenne adoptée ($a = 0,58$). Les indices de relation peuvent être comparés non seulement d'une espèce à l'autre pour chaque structure analysée, mais aussi d'une structure diencephalique à l'autre, pour chaque espèce. Il ne faut pas déduire, par exemple, de l'indice de relation du volume épithalamique chez *Tenrec* (i. r. = 77), que cette espèce est microsmatique, parce que cet indice est le plus faible ; il faut le comparer à ceux du volume diencephalique (i. r. = 68), thalamique (i. r. = 59) et hypothalamique (i. r. = 80). Chez *Tenrec*, le diencephale est donc peu développé dans son ensemble ; les formations les plus importantes sont d'abord l'hypothalamus, puis l'épithalamus, alors que le thalamus est très réduit. De ces comparaisons, faites pour toutes les espèces, on arrive aux conclusions suivantes :

— L'épithalamus est surtout réduit chez *Galago*, *Potamogale* et *Tupaia*, assez développé chez *Tenrec*, Soricidae et Chrysochloridae ; on peut donc le tenir pour une formation « stable ».

— Le thalamus est développé chez *Galago* et *Tupaia*, réduit chez les Tenrecinae ; on peut donc le tenir pour « évolutif », c'est-à-dire augmentant de taille quand on suit la lignée phylogénétique des Insectivores.

— L'hypothalamus enfin est assez développé chez les Tenrecinae, très réduit chez les Lémuriens, *Rhynchocyon* et *Potamogale* ; on peut donc le tenir également pour « stable » ou « primitif ».

J'ai déjà signalé le danger d'utiliser les pourcentages dans les études quantitatives ; ces pourcentages ont pourtant l'avantage d'être souvent explicites. Les pourcentages en volumes de l'épithalamus et du thalamus permettent une classification pratiquement conforme à la phylogénèse. La comparaison des pourcentages en volumes aux pourcentages en nombres permet quelques remarques :

— La densité cellulaire intervient fortement dans le niveau fonctionnel des noyaux ; l'épithalamus représente environ 2 % du volume diencéphalique, mais 7,5 % du nombre de cellules ; pour le thalamus et l'hypothalamus, les mêmes valeurs sont respectivement : 60 % et 37,5 % (thalamus) et 38 % et 55 % (hypothalamus). Or, le nombre d'éléments constitutifs d'un noyau doit, bien mieux que son volume, traduire son « niveau fonctionnel ».

— Hypothalamus mis à part, les diverses régions diencéphaliques ont un nombre de cellules très faible chez les Chrysochloridae (surtout chez *Chlorotalpa*), alors que les proportions volumétriques sont normales ; cette espèce, nous le verrons, a toujours une densité cellulaire très faible. On peut voir dans cette particularité une explication du niveau d'évolution qu'elle atteint pour le poids encéphalique (coefficient de céphalisation), ou les divers volumes thalamiques. Les Chrysochloridae ont, pour les relations « Volume par rapport au poids somatique », des indices qui les situent généralement « au-dessus » du niveau moyen des Insectivores terrestres (alors que les caractères anatomiques autres que nerveux les rangent au voisinage des Tenrecinae), mais des nombres de cellules faibles ; ces animaux ne sont donc, de ce point de vue, qu'apparemment évolués.

III. — LES DIVERS NOYAUX THALAMIQUES

A) EPITHALAMUS

L'épithalamus, restreint au ganglion de l'habénula, comporte deux noyaux, situés généralement en positions médiale et latérale.

NUCLEUS HABENULARIS MEDIALIS (Hm)

Terme généralement utilisé, sauf :

- Substantia grisea, pars superior : Malone, 1910.
- Nucleus habenulae, pars medialis : Neiding, 1911 ; Iso, 1941 ; Feremutsch et Simma, 1958.
- Nucleus habenulae c : Grünthal, 1934.
- Ganglion habenulae H¹ : M. Rose, 1935.

Les résultats de l'analyse quantitative sont donnés dans le tableau n° 13.

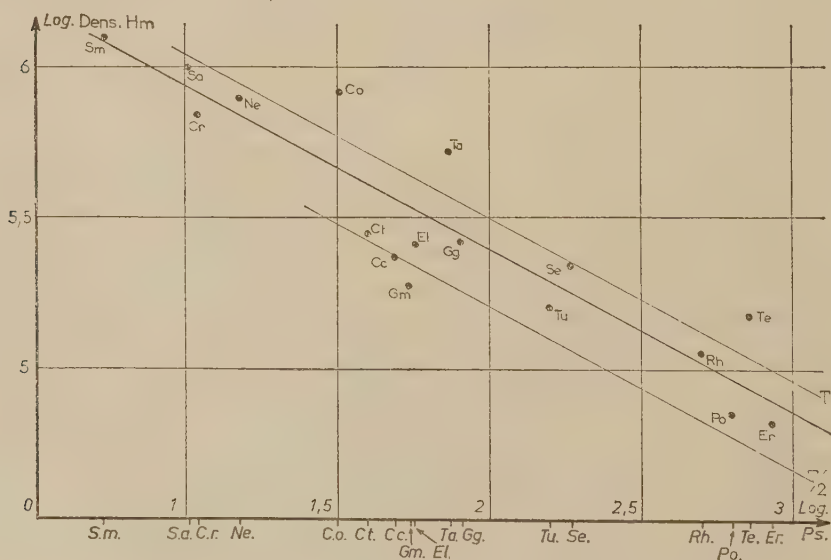


Fig. 23. — Relation « Densité cellulaire du noyau habénulaire médial / Poids somatique ». Coordonnées logarithmiques.

Tableau N° 13. Noyau habénulaire médial.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Volume nucl.</u> Ecart-type	0,1919	0,4444	0,4165
Coeff. corrélation	0,9479	0,9797	0,9323
Constante d'équilibre	0,650	0,547	0,588
<u>Taille cell.</u> Ecart-type	0,0215	0,0709	0,0727
Coeff. corrélation	0,8773	0,8537	0,8873
Constante d'équilibre	0,067	0,076	0,085
<u>Densité cell.</u> Ecart-type	0,0944	0,4229	0,3803
Coeff. corrélation	0,6035	0,9539	0,9199
Constante d'équilibre	-0,204	-0,507	-0,530

Indices de relation "Volume / Ps":

Te: 64	Sm: 87	Sa: 89	Se: 93	Co: 101	Er: 104	Cr: 127
Po: 131	Ta: 133	El: 140	Ne: 150	Gm: 168	Ct: 173	Cc: 187
Gg: 200	Rh: 203	Tu: 236				

Indices de relation "Taille cellulaire / Ps":

Ta: 84	Te: 93	Sa: 97	Ne: 98	Co: 101	Sm: 102	Se: 102
Cr: 103	Rh: 104	Gm: 108	Cc: 111	Po: 113	Gg: 113	Ct: 113
Er: 116	El: 127	Tu: 135				

Indices de relation "Densité cellulaire cubique / Ps":

Gm: 42	Cc: 49	Ct: 53	El: 58	Po: 59	Tu: 64	Er: 65
Cr: 65	Gg: 72	Sm: 78	Rh: 82	Ne: 87	Sa: 90	Se: 94
Te: 134	Ta: 136	Co: 138				

Tableau N° 14. Noyau habénulaire latéral.

	Soricidae terrestres	Insectiv. terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Volume nucl.</u> Ecart-type	0,1798	0,5110	0,4449
Coeff. corrélation	0,9684	0,9880	0,9537
Constante d'équilibre	0,622	0,635	0,643
<u>Taille cell.</u> Ecart-type	0,0208	0,0727	0,0641
Coeff. corrélation	0,7550	0,9019	0,7968
Constante d'équilibre	0,056	0,082	0,077
<u>Densité cell.</u> Ecart-type	0,1833	0,3900	0,3515
Coeff. corrélation	0,9010	0,9709	0,8970
Constante d'équilibre	-0,590	-0,476	-0,478

Indices de relation "Volume / Ps":

Sm: 75	Sa: 81	Co: 83	Te: 85	Cr: 100	Po: 100	Se: 113
Ne: 114	Er: 120	Ta: 141	Gg: 142	El: 150	Ct: 165	Cc: 169
Gm: 183	Tu: 206	Rh: 210				

Indices de relation "Taille cellulaire / Ps":

Se: 90	Ne: 91	Ta: 91	Sa: 95	Po: 97	Co: 98	Gm: 100
Sm: 101	Rh: 104	Cr: 104	Er: 105	El: 110	Tu: 112	Te: 115
Cc: 120	Ct: 122	Gg: 123				

Indices de relation "Densité cellulaire cubique / Ps":

Ct: 39	Rh: 42	Cc: 68	Sa: 68	Ne: 73	El: 74	Ta: 75
Cr: 80	Gm: 81	Co: 94	Te: 99	Gg: 99	Sm: 112	Er: 123
Po: 134	Tu: 143	Se: 148				

Le noyau habénulaire médial est fait de petites cellules — 4 à 14 μ , moyenne variant de 6,11 μ (*S. araneus*) à 10,30 μ (*Tupaia*) — densément groupées — 17.380 cellules (*S. minutus*) à 2.460 cellules (*Erinaceus*) par mm² (Fig. 23). L'encombrement cellulaire varie de 65,7 % (*S. minutus*) à 23,5 % (*Potamogale*). Le nombre de cellules varie de 37.000 chez *S. minutus* à 108.000 chez *Talpa*.

Les cellules sont rondes ou ovales, avec très peu de prolongements visibles, généralement un seul, qui donne à la cellule un aspect piriforme ; le caryon, sphérique, occupe une grande partie du neurone, avec un nucléole bien net ; le cytoplasme est hyalin. Les cellules sont typiquement groupées en nids, séparés les uns des autres par des fibres de passage (Fig. 66 a ; *Rhynchocyon*).

NUCLEUS HABENULARIS LATERALIS (Hl)

Terme généralement utilisé, sauf :

- Ganglion habenulae : Malone, 1910.
- Nucleus habenulae, nucleus (pars) lateralis : Neiding, 1911 ; Iso, 1941 ; Feremutsch et Simma, 1958.
- Nucleus habenulae a + b : Grünthal, 1934.
- Ganglion habenulae H² + H³ : M. Rose, 1935 ⁽¹⁾.

Les résultats de l'analyse quantitative sont donnés dans le tableau n° 14.

Le noyau habénulaire latéral est fait de cellules légèrement plus grandes que celles du noyau habénulaire médial — 4 à 15 μ , moyenne variant de 6,36 μ (*Neomys*) à 10,51 μ (*Tenrec*) — mais de densité bien plus faible — 7.860 cellules (*S. minutus*) à 800 (*Rhynchocyon*) par mm². L'encombrement cellulaire varie de 33,6 % (*S. minutus*) à 6,8 % (*Rhynchocyon*). Le nombre de cellules passe de 11.000 chez *S. araneus* à 61.000 chez *Tupaia*.

Les cellules sont fusiformes ou triangulaires, par suite de la présence de deux ou trois prolongements nets ; le caryon est ovoïde, avec un gros nucléole, et clair ; le cytoplasme périphérique est riche en granulations. Les cellules sont de taille bien plus variable

⁽¹⁾ M. Rose et Grünthal ont distingué deux masses nucléaires dans le noyau habénulaire latéral ; chez les Insectivores, c'est plutôt le noyau habénulaire médial qu'on pourrait subdiviser, d'après l'agencement cellulaire, en deux régions.

que celles du noyau habénulaire médial, et disposées de façon plus anarchique (Fig. 66 b ; *Tenrec*).

DISCUSSION

C'est la différence de densité cellulaire qui oppose le mieux les deux noyaux habénulaires, au point que Ganser, chez *Talpa* (1882) réserve le nom de Ganglion habenulae au seul noyau médial, et rejette le noyau latéral dans la substance grise centrale. La subdivision du noyau habénulaire médial (Gurdjian, 1925 ; Tsai, 1925 a ; Chu, 1932 a ; Papez, 1932 ; Solnitzky, 1938 ; Campbell et Ryzen, 1953) ou latéral (Grünthal, 1934 ; M. Rose, 1935 ; Bodian, 1939), semble n'avoir aucune signification fonctionnelle.

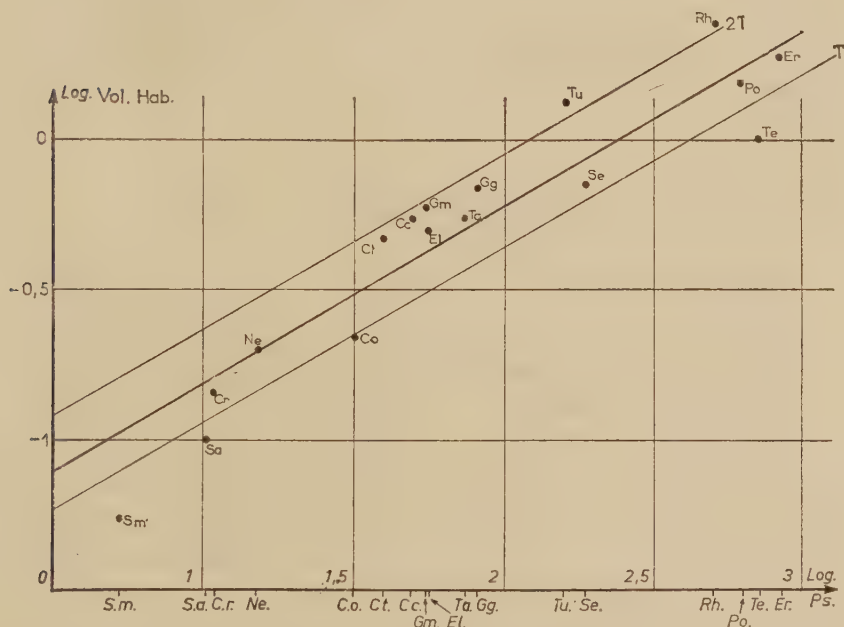


Fig. 24. — Relation « Volume des noyaux habénulaires / Poids somatique ». Coordonnées logarithmiques.

Bien qu'on admette que l'habénula appartienne à la sphère olfactive, on ne voit pas de réduction de ses noyaux chez les espèces à tendances microsmatiques (Fig. 24). *Potamogale* en particulier,

seule espèce dans laquelle le composant bulbaire de la commissure rostrale soit plus petit que le composant non olfactif (Bauchot et Stephan, 1961), a des indices de relation normaux (Noyau habénulaire médial : i. r. = 131 ; noyau habénulaire latéral : i. r. = 100).

La taille cellulaire a tendance à augmenter avec le degré d'évolution ; la densité cellulaire, au contraire, ne suit aucune règle générale. Dans les deux noyaux, les Chrysochloridae montrent des cellules un peu plus grosses que la normale, et des densités bien plus faibles.

B) THALAMUS, GROUPE ANTERIEUR

Chez les Insectivores et Lémuriens étudiés, le groupe antérieur comporte toujours trois noyaux : antérodorsal, antérovéntral et antéromédial, les deux derniers étant parfois difficiles à délimiter l'un de l'autre ; il existe également des parties commissurales (antérodorsal et antéromédial réunis) qui n'ont pas été analysées séparément.

NUCLEUS ANTERODORSALIS (Ad)

Terme généralement utilisé, sauf :

- Noyau angulaire ou à grandes cellules : Ramon y Cajal, 1909.
- Nucleus dorsalis disseminatus : Sachs, 1909.
- Noyau parataenial externe : Leblanc, 1928.
- Nucleus anterior dorsalis : M. Rose, 1935 ; Bodian, 1939 ; Iso, 1941 ; Mayeda, 1941 ; Krieg, 1944 et 1948 ; Arai, 1949 ; Olszewski, 1952 ; Holmes, 1953 ; Dekaban, 1953 ; A. Hess, 1955 ; Wahren, 1957 ; Heiner, 1960 ; Eidelberg et Saldias, 1960.

La *pars reuniens* est appelée :

- Nucleus commissuralis interanterodorsalis : Rioch, 1929 ; Le Gros Clark, 1929 b et 1932 a ; Bodian, 1939 ; Golbby, 1941 ; Sloane, 1951.
- Nucleus interanterodorsalis : Suzuki, 1936 ; Solnitzky, 1938 ; J. Rose, 1942 ; Sheps, 1945.
- Nucleus anterodorsalis reuniens : Hassler, 1959.

Tableau N° 15. Noyau antérodorsal.

	Soricidae terrestres	Insectiv. terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Volume nucl.</u> Ecart-type	0,1641	0,4369	0,5739
Coeff. corrélation	0,8239	0,9114	0,7776
Constante d'équilibre	0,483	0,501	0,676
<u>Taille cell.</u> Ecart-type	0,0388	0,0718	0,0860
Coeff. corrélation	0,4257	0,8221	0,6055
Constante d'équilibre	0,059	0,074	0,079
<u>Densité cell.</u> Ecart-type	0,1857	0,3991	0,3544
Coeff. corrélation	0,9860	0,9474	0,8862
Constante d'équilibre	-0,654	-0,475	-0,476

Indices de relation "Volume / Ps":

Te: 42	Se: 55	Co: 78	Sm: 84	Ct: 85	Ne: 96
Cc: 109	Cr: 124	Sa: 128	Er: 139	Ta: 150	Po: 193
Tu: 201	Gm: 233	Gg: 291	El: 955	Rh: 1050	

Indices de relation "Taille cellulaire / Ps":

Ta: 87	Sm: 91	Co: 93	Te: 94	Cr: 104	Er: 108	Sa: 112
Se: 112	Gm: 115	Ne: 118	Po: 118	Rh: 128	Tu: 129	Cc: 136
Ct: 139	Gg: 140	El: 153				

Indices de relation "Densité cellulaire cubique / Ps":

El: 26	Ne: 57	Co: 65	Ct: 66	Rh: 68	Cc: 74	Gm: 75
Er: 75	Sm: 77	Sa: 83	Cr: 84	Po: 85	Gg: 93	Se: 99
Tu: 101	Te: 141	Ta: 173				

Tableau N° 16. Noyau antéroventral.

	Soricidae terrestres	Insectiv. terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Volume nucl.</u> Ecart-type	0,0876	0,4419	0,5581
Coeff. corrélation	0,0822	0,7214	0,7028
Constante d'équilibre	-0,026	0,401	0,594
<u>Taille cell.</u> Ecart-type	0,0481	0,0686	0,0639
Coeff. corrélation	0,8156	0,8865	0,6939
Constante d'équilibre	0,140	0,076	0,067
<u>Densité cell.</u> Ecart-type	0,2647	0,4438	0,3684
Coeff. corrélation	0,8522	0,9646	0,8389
Constante d'équilibre	-0,806	-0,538	-0,468

Indices de relation "Volume / Ps":

Te: 23	Se: 28	Co: 45	Ct: 82	Cr: 84	Ne: 119	Er: 121
Sm: 126	Sa: 138	Cc: 143	Ta: 235	El: 246	Po: 256	Tu: 356
Gm: 394	Rh: 421	Gg: 607				

Indices de relation "Taille cellulaire / Ps":

Sm: 91	Te: 92	Cr: 94	Ta: 94	Rh: 95	Se: 102	Tu: 104
Co: 105	El: 106	Gm: 107	Er: 109	Sa: 110	Ne: 113	Po: 116
Cc: 123	Ct: 128	Gg: 132				

Indices de relation "Densité cellulaire cubique / Ps":

Cc: 34	Ct: 44	Co: 61	Gg: 65	Ne: 67	Gm: 74	Po: 76
Sa: 81	Sm: 93	Ta: 94	Te: 94	Er: 101	Se: 111	El: 118
Cr: 164	Rh: 169	Tu: 250				

Les résultats de l'analyse quantitative sont donnés dans le tableau n° 15.

Les cellules du noyau antérodorsal sont généralement considérées comme de grande taille (Ramon y Cajal l'appelle d'ailleurs « noyau à grandes cellules »). La taille varie de 5 à 22 μ , et la moyenne de 7,51 μ (*S. minutus*) à 14,79 μ (*Elephantulus*). La densité est moyenne (4.830 cellules chez *S. minutus* à 760 cellules par mm^2 chez *Erinaceus*) ; l'encombrement cellulaire passe de 39,4 % chez *Galago* à 12,2 % chez *Erinaceus*. Le nombre de cellules varie de 1.800 chez *C. occidentalis* à 28.000 chez *Rhynchocyon* ⁽²⁾.

Les cellules sont fusiformes ou triangulaires, avec généralement un long prolongement visible ; le caryon est sphérique, assez petit, avec un nucléole net et une chromatine finement ponctuée ; le cytoplasme très sombre contient des corps de Nissl denses ; le caryon est généralement excentrique. Les cellules sont de taille assez homogène, et plus ou moins groupées en réseaux (Fig. 66 c ; *Elephantulus*).

NUCLEUS ANTEROVENTRALIS (Av)

Terme généralement adopté, sauf :

- Noyau dorsal, lobe supérieur : Ramon y Cajal, 1909.
- Nucleus dorsalis magnus : Sachs, 1909.
- Noyau antéroexterne : Leblanc, 1928 ; Glorieux, 1929 ; Gerebtzoff, 1940 b.
- Nucleus anterior ventralis : M. Rose, 1935 ; Atlas et Ingram, 1937 a ; Bodian, 1939 ; Iso, 1941 ; Mayeda, 1941 ; Krieg, 1944 et 1948 ; Arai, 1949 ; Olszewski, 1952 ; Holmes, 1953 ; Dekaban, 1953 ; A. Hess, 1955 ; Wahren, 1957 ; Eidelberg et Saldias, 1960.

De nombreux auteurs ne distinguent pas les noyaux antérovéntral et antéromédial, et les groupent sous le nom de :

- Nucleus anterior : Livini, 1907 ; Le Gros Clark, 1930 ; Papez, 1932 ; Grünthal, 1934 ; Aronson et Papez, 1934.
- Nucleus medioventralis : Toncray et Krieg, 1946 ; Heiner, 1960.

⁽²⁾ Powell, Guillery et Cowan (1957) donnent les nombres suivants :

Rat	: 10.000
Chat	: 20.000

Lapin	: 30.000
Macaque	: 20.000

Les résultats de l'analyse quantitative sont donnés dans le tableau n° 16.

Les cellules du noyau antéroventral ont une taille variant de 6 à 16 μ — moyennes : de 7,48 μ (*S. minutus*) à 13,26 μ (*Potamogale*) — et sont donc apparemment plus petites que celles du noyau antérodorsal ; la densité cellulaire passe de 4.820 cellules (*C. russula*) à 670 cellules par mm² (*Potamogale*), et l'encombrement cellulaire de 31,5 % (*C. russula*) à 11,8 % (*Potamogale*). Le nombre de cellules varie de 1.800 chez *Tenrec* à 71.000 chez *Tupaia* ⁽³⁾.

Les cellules sont fusiformes ou piriformes, quelquefois tri- ou quadrangulaires, avec des prolongements visibles sur une courte étendue ; le caryon est semblable à celui des cellules du noyau antérodorsal, mais plus central ; le cytoplasme est moins abondant et moins intensément coloré que dans le noyau antérodorsal. Les cellules sont plus ou moins groupées en réseau (Fig. 66 d ; *Chlorotalpa*).

NUCLEUS ANTEROMEDIALIS (Am)

Terme généralement adopté, sauf :

- Noyau dorsal, lobe inférieur : Ramon y Cajal, 1909.
- Noyau antérointerne : Leblanc, 1928 ; Gerebtzoff, 1940 b.
- Noyau antéroventral : Glorieux, 1929.
- Nucleus medialis anterior : M. Rose, 1935.
- Nucleus anterior medialis : Atlas et Ingram, 1937 a ; Bodian, 1939 ; Stoffels, 1939 ; Iso, 1941 ; Mayeda, 1941 ; Krieg, 1944 et 1948 ; Arai, 1949 ; Olszewski, 1952 ; Holmes, 1953 ; Dekaban, 1953 ; A. Hess, 1955 ; Eidelberg et Saldias, 1960.
- Nucleus dorsomedialis (pro parte) : Wahren, 1957.

La *pars reuniens* est appelée :

- Noyau commissural interdorsal : Ramon y Cajal, 1909.
- Nucleus (Pars) commissuralis interanteromedialis : Rioch,

⁽³⁾ Powell, Guillery et Cowan (1957) indiquent les nombres de cellules suivants :

Rat : 40.000
Chat : 62.000

Lapin : 75.000
Macaque : 63.000

1929 ; Crouch, 1934 b ; Aronson et Papez, 1934 ; Solnitzky, 1938 ; Walker, 1938 b ; J. Rose, 1942 ; Jimenez-Castellanos, 1949 ; Sloane, 1951 ; A. Hess, 1955.

— Nucleus anteroeuniens : Hassler, 1959.

Les résultats de l'analyse quantitative sont donnés dans le tableau n° 17.

Les cellules du noyau antéromédial varient en taille de 6 à 21 μ — moyennes : de 7,55 μ (*S. minutus*) à 14,81 μ (*Chrysochloris*) et sont donc un peu plus grandes que celles du noyau antérodorsal. La densité cellulaire est par contre la plus faible du groupe antérieur : 4.710 cellules par mm² (*C. russula*) à 630 (*Chlorotalpa*) ; l'encombrement cellulaire varie de 33,1 % (*Neomys*) à 10,6 % (*Erinaceus*). Le nombre de cellules est assez variable : il passe de 600 chez *Chlorotalpa* à 49.000 chez *Tupaia* ⁽⁴⁾.

Les cellules sont fusiformes ou triangulaires, avec deux ou trois prolongements très fins et très longs ; le caryon, ovoïde, avec un nucléole net et une chromatine en grains fins, est situé excentriquement dans la cellule ; le cytoplasme, réduit, se colore modérément, avec peu de substance de Nissl. Les cellules sont aérées, et se présentent isolées, ou groupées par deux ou trois (Fig. 66 e ; *Chlorotalpa*).

DISCUSSION

Les noyaux antérieurs sont faciles à identifier chez les Mammifères, et parmi eux, surtout le noyau antéroventral. Chez les Primates, on assiste, d'une part, à une réduction marquée du noyau antérodorsal, d'autre part, à une disparition du noyau antéromédial, ou à sa confusion avec le noyau antéroventral. Dans cette évolution, les Insectivores apportent des faits intéressants.

Le Gros Clark (1929 b) considère qu'on ne peut identifier le noyau antérodorsal chez *Erinaceus* ; en fait, dans cette espèce, comme chez les Tenrecinae, ce noyau tout en étant sûrement identifié (par ses rapports topographiques et ses connexions), montre

⁽⁴⁾ Powell, Guillery et Cowan (1957) indiquent les nombres de cellules suivants :

Rat : 14.000
Chat : 53.000

Lapin : 37.000
Macaque : 46.000

des caractères primitifs : noyau interstitiel apparemment lié à la strie médullaire, de faible volume, sans *pars reuniens*. Dès les Soricidae et les Chrysochloridae, il acquiert son aspect typique de masse triangulaire coiffant dorsalement le reste du groupe antérieur, et le conserve jusque chez *Galago*. La relation « Volume du noyau antérodorsal par rapport au poids somatique » montre, des Tenrecinae à *Galago*, une nette progression. Ce ne serait donc qu'à l'intérieur des Primates qu'on observerait la régression de ce noyau décrite en particulier chez l'Homme ; encore faudrait-il être sûr qu'il y a effectivement régression chez l'Homme ; peut-être le noyau antérodorsal ne semble-t-il réduit que relativement au grand développement du noyau antéroventral. Si l'on mesure le volume du noyau antérodorsal à partir de l'atlas de Schaltenbrand-Bailey (1959), et qu'on admette pour l'Homme un poids somatique moyen de 60 kg, on trouve un indice de relation i. r. = 138, encore supérieur à l'indice moyen des Insectivores terrestres. Il semble donc

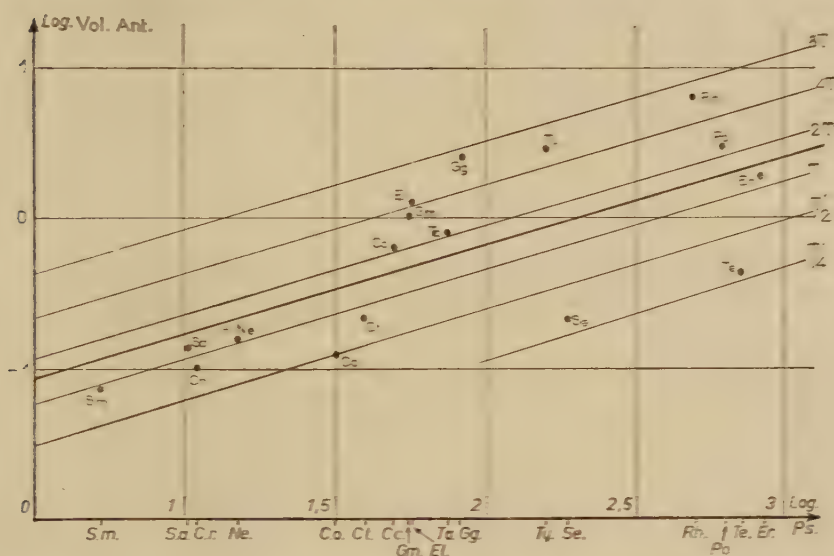


Fig. 25. — Relation « Volume des noyaux antérieurs / Poids somatique ». Coordonnées logarithmiques.

logique d'admettre que le noyau antérodorsal, qui fait son apparition chez les Tenrecinae et les Erinaceidae, évolue ensuite normalement dans la lignée Insectivores-Primates, Homme compris ; seuls les Macroscelididae offrent une hyper-évolution remarquable,

Tableau N° 17. Noyau antéromédial.

	Soricidae terrestres	Insectiv. terrestres	Ensemble des Insectivores
Volume nucl. Ecart-type	0,2272	0,5620	0,6772
Coeff. corrélation	0,9442	0,8896	0,7626
Constante d'équilibre	0,767	0,629	0,783
Taille cell. Ecart-type	0,0440	0,0785	0,0792
Coeff. corrélation	0,3787	0,8058	0,6825
Constante d'équilibre	0,060	0,080	0,082
Densité cell. Ecart-type	0,1518	0,4624	0,4264
Coeff. corrélation	0,7762	0,8841	0,7306
Constante d'équilibre	-0,421	-0,514	-0,472

Indices de relation "Volume / Ps":

Se: 41	Sm: 49	Te: 50	Cr: 71	Co: 74	Sa: 87
Ct: 106	Ne: 107	Er: 152	Gm: 265	Po: 272	Ta: 274
El: 430	Cc: 482	Rh: 654	Tu: 1115	Gg: 1155	

Indices de relation "Taille cellulaire / Ps":

Cr: 89	Sm: 90	Co: 92	Te: 93	Se: 95	Ne: 105	Er: 106
Sa: 112	Rh: 115	Gm: 116	Po: 118	Ta: 121	El: 122	Tu: 122
Ct: 132	Gg: 137	Cc: 152				

Indices de relation "Densité cellulaire cubique / Ps":

Ta: 29	Gg: 34	Gm: 74	Er: 81	Sm: 81	Sa: 82	El: 83
Rh: 85	Co: 103	Tu: 104	Ne: 121	Po: 125	Se: 130	Ct: 142
Cr: 145	Te: 148	Cc: 212				

Tableau N° 18. Taille cellulaire des noyaux antérieurs.

	Pour une taille cellulaire Av = 100 Taille de Ad	Taille de Am
<u>Talpa</u>	92	130
<u>Erinaceus</u>	99	99
<u>Crocidura</u>	100	93
<u>Tenrec</u>	100	102
<u>Sorex</u>	101	102
<u>Potamogale</u>	102	104
<u>Neomys</u>	104	95
<u>Galago</u>	106	106
<u>Galemys</u>	107	110
<u>Chlorotalpa</u>	108	104
<u>Setifer</u>	109	95
<u>Chrysochloris</u>	110	125
<u>Tupaia</u>	124	119
<u>Rhynchocyon</u>	135	123
<u>Elephantulus</u>	143	117

puisque *Elephantulus* comme *Rhynchocyon* ont, à poids somatique égal, un noyau cinq à vingt fois plus volumineux qu'il n'est dans les autres espèces. Notons à cet égard que *Tupaia* se situe moins au voisinage des Macroscelididae que de celui de *Galago*.

Les deux autres noyaux antérieurs, antéroventral et antéromédial, sont également peu développés chez les familles primitives, et n'ont de grandes tailles que chez les Lémuriens, Macroscelididae et formes semi-aquatiques. Pour les deux noyaux, *Galago* montre le développement maximum ; chez l'Homme, on trouve un indice de relation pour le noyau antéroventral (i.r. = 792) qui n'est pas beaucoup plus élevé que celui de *Galago* (i.r. = 607). Ce dernier noyau a donc une progression régulière dans la lignée Insectivores-Primates ⁽⁵⁾.

Un autre problème litigieux concerne la taille des cellules des divers noyaux antérieurs ; le noyau antérodorsal a été souvent décrit comme noyau à grandes cellules (quand on le compare aux autres noyaux antérieurs). Quelques espèces, cependant, montrent la disposition inverse, comme *Tupaia minor* (Le Gros Clark, 1929 a) ou *Talpa* (Bauchot, 1959). Le Gros Clark pense que cette inversion est caractéristique des Primates, mais Arai (1949) fournit un argument contraire en citant cette inversion chez le Bœuf. En donnant la valeur 100 à la taille cellulaire du noyau antéroventral, les Insectivores se classent suivant l'ordre indiqué dans le tableau n° 18.

Un seul Insectivore manifeste l'inversion de taille cellulaire : la Taupe ; la plupart des espèces ont des cellules antérodorsales et antéroventrales égales ou très peu différentes ; la différence n'est vraiment significative que chez *Tupaia* et les Macroscelididae. Ce résultat est en contradiction avec l'observation de Le Gros Clark sur *Tupaia minor*, mais en accord avec celle du même auteur sur *Ptilocercus*, autre Tupaiidae. Quant aux cellules du noyau antéromédial, elles sont de taille soit voisine de celles du noyau antéroventral, soit supérieure (Talpidae, *Chrysochloris*, *Tupaia*, Macroscelididae).

L'encombrement cellulaire est presque toujours maximum dans le noyau antérodorsal ; entre les noyaux antéroventral et antéro-

⁽⁵⁾ Ce résultat est contraire à l'opinion courante, reprise notamment par Mayeda (1941), et suivant laquelle le groupe antérieur régresse régulièrement dans le Phylum Insectivores-Primates. L'examen de la Fig. 25 montre au contraire très clairement la progression générale du groupe thalamique antérieur des Tenrecinae aux Lémuriens.

médial, les différences sont faibles, et le noyau le plus dense change d'une espèce à l'autre.

C) THALAMUS, GROUPE MEDIAL

Alors qu'épithalamus et groupe antérieur ont l'un et l'autre une certaine unité fonctionnelle, le groupe médial n'a apparemment qu'une signification topographique : il réunit les formations situées à l'intérieur de la lame médullaire interne (noyau médial) ou dans le prolongement de ces dernières (noyau parataenial en avant, noyaux parafasciculaire et subparafasciculaire, centre médian en arrière). Bien que dans ce groupe le noyau médial ait, contrairement aux autres noyaux, une projection néocorticale, l'ensemble peut être tenu pour une structure phylogénétiquement vieille, liée soit au système olfactif (noyau parataenial et peut-être noyau médial), soit au truncothalamus (complexe parafasciculaire).

NUCLEUS PARATAENIALIS (Pt)

Terme généralement adopté, sauf :

- Noyau supérieur du raphé : Ramon y Cajal, 1909 (appelé aussi, Fig. 269 A, noyau commissural supérieur).
- Taeniakern : Sachs, 1909.
- Noyau parataenial interne : Leblanc, 1928 ; Stoffels, 1939 ; Gerebtzoff, 1940 b.
- Nucleus medialis anterior A : Grünthal, 1934.
- Nucleus parataenialis lateralis : Crouch, 1934 b.
- Nucleus commissuraemollis lateralis : M. Rose, 1935.
- Nucleus habenularis lateralis : Wahren, 1957.
- Nucleus centralis laterocellularis : Eidelberg et Saldias, 1960.

La *pars reuniens* est appelée :

- Nucleus commissuralis interparataenialis : Rioch, 1929 ; Crouch, 1934 b ; Solnitzky, 1938 ; Walker, 1938 b ; J. Rose, 1942 ; Sloane, 1951 ; A. Hess, 1955 ; Hassler, 1959.
- Nucleus parataenialis medialis : Crouch, 1934 b ; Mayeda, 1941.
- Nucleus commissurae mollis lateralis : M. Rose, 1935.
- Nucleus paraventricularis rotundocellularis : Krieg, 1944.

Les résultats de l'analyse quantitative sont donnés dans le tableau n° 19.

Les cellules du noyau parataenial varient en taille de 6 à 19 μ — moyennes : de 8,43 μ (*C. russula*) à 15,56 μ (*Erinaceus*). La densité cellulaire varie de 3.410 cellules par mm^2 (*S. araneus*) à 250 cellules (*Erinaceus*), et l'encombrement cellulaire de 33,1 % (*Galago*) à 6,1 % (*Erinaceus*). Le nombre de cellules est assez voisin d'une espèce à l'autre, les extrêmes étant *Tenrec* (2.400 cellules) et *Potamogale* (17.000).

Les cellules sont le plus souvent fusiformes, quelquefois triangulaires, avec un ou deux prolongements courts et massifs ; le caryon est lui-même ovoïde ou piriforme, la pointe dirigée vers un prolongement, et contenant le nucléole ; la chromatine est finement granulée ; le cytoplasme est plus intensément coloré au voisinage du prolongement. Les cellules sont assez également réparties et rarement groupées (Fig. 66 f ; *Elephantulus*).

NUCLEUS MEDIALIS (M)

Terme dû à Burdach, utilisé par :

Livini, 1907 ; Sachs, 1909 ; Leblanc, 1928 ; Chu, 1932 ; Papez, 1932 ; Aronson et Papez, 1934 ; Gerebtzoff, 1940 b ; Krieg, 1944 et 1948 ; Kuhlenbeck, 1951 ; A. Hess, 1955 ; Shintani, 1959 ; Bauchot, 1959 ; Heiner, 1960.

Les principaux synonymes sont :

- Nucleus ventricularis : Mann, 1905.
- Noyau antérointerne : Ramon y Cajal, 1909.
- Nucleus communis thalami, pars medialis : Malone, 1910.
- Nucleus paramedianus : Neiding, 1911.
- Noyau médian : Glorieux, 1929.
- Nucleus medialis dorsalis : Rioch, 1929 ; Le Gros Clark, 1932 a ; Crouch, 1934 b ; Suzuki, 1936 ; Atlas et Ingram, 1937 a ; Solnitzky, 1938 ; Walker, 1938 b et d ; Bodian, 1939 ; Iso, 1941 ; Mayeda, 1941 ; J. Rose, 1942 ; Arai, 1949 ; Jimenez-Castellanos, 1949 ; Olszewski, 1952 ; Holmes, 1953 ; Dekaban, 1953 ; Campbell et Ryzen, 1953 ; Powell et Cowan, 1954 ; Sawyer et coll., 1954 ; Kruger, 1959 ; Hassler, 1959 ; Eidelberg et Saldias, 1960.

Tableau N° 19. Noyau parataenial.

	Soricidae terrestres	Insectiv. terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Volume nucl.</u> Ecart-type	0,2335	0,5387	0,4679
Coeff. corrélation	0,9056	0,9671	0,9310
Constante d'équilibre	0,756	0,655	0,660
<u>Taille cell.</u> Ecart-type	0,0185	0,0864	0,0804
Coeff. corrélation	0,5380	0,9504	0,7272
Constante d'équilibre	0,036	0,103	0,089
<u>Densité cell.</u> Ecart-type	0,0210	0,6158	0,5049
Coeff. corrélation	0,1668	0,9547	0,8303
Constante d'équilibre	0,012	-0,739	-0,635

Indices de relation "Volume / Ps":

Cr: 55	Te: 62	Po: 77	Ne: 79	Sm: 85	Sa: 89	Ta: 107
Co: 111	Se: 122	Gg: 134	Ct: 140	El: 145	Gm: 146	Er: 170
Rh: 193	Cc: 208	Tu: 240				

Indices de relation "Taille cellulaire / Ps":

Po: 87	Cr: 89	Co: 93	Sa: 94	Ne: 94	Ta: 95	Te: 97
Sm: 100	Gm: 102	Se: 110	Rh: 111	El: 113	Tu: 120	Er: 121
Cc: 122	Gg: 125	Ct: 127				

Indices de relation "Densité cellulaire cubique / Ps":

Ct: 26	Tu: 34	El: 38	Te: 53	Cc: 58	Se: 58	Sm: 61
Ta: 63	Gm: 68	Ne: 69	Cr: 89	Sa: 97	Gg: 110	Co: 167
Er: 210	Rh: 247	Po: 296				

Tableau N° 20. Noyau médial

	Soricidae terrestres	Insectiv. terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Volume nucl.</u> Ecart-type	0,1532	0,5403	0,5426
Coeff. corrélation	0,9525	0,9749	0,8556
Constante d'équilibre	0,522	0,662	0,704
<u>Taille cell.</u> Ecart-type	0,0233	0,0658	0,0574
Coeff. corrélation	0,8752	0,8536	0,7741
Constante d'équilibre	-0,073	0,071	0,067
<u>Densité cell.</u> Ecart-type	0,1325	0,5364	0,4396
Coeff. corrélation	0,3376	0,9391	0,8058
Constante d'équilibre	-0,160	-0,633	-0,536

Indices de relation "Volume / Ps":

Ne: 62	Te: 68	Co: 69	Sm: 74	Po: 77	Sa: 79	Cr: 93
El: 114	Se: 119	Ta: 126	Gm: 147	Er: 172	Cc: 194	Ct: 213
Rh: 263	Tu: 501	Gg: 650				

Indices de relation "Taille cellulaire / Ps":

Co: 84	Se: 96	Po: 97	Te: 97	Cr: 98	Ta: 101	Tu: 102
Gg: 104	El: 104	Gm: 105	Sa: 105	Ne: 107	Sm: 108	Er: 110
Cc: 116	Rh: 117	Ct: 119				

Indices de relation "Densité cellulaire cubique / Ps":

Ct: 29	Cc: 32	Er: 40	Tu: 61	Gm: 62	Cr: 66	Rh: 68
Te: 74	Ta: 75	Sm: 83	El: 89	Ne: 117	Sa: 143	Se: 153
Gg: 154	Co: 165	Po: 300				

- Nucleus dorsomedialis : Le Gros Clark, 1929 a et 1930 ; Goldby, 1941 ; Sheps, 1945 ; Sloane, 1951 ; Wahren, 1957.
- Nucleus internus : Grünthal, 1934.
- Nucleus medialis posterior : M. Rose, 1935.
- Nucleus mediodorsalis : Simma, 1957.

La *pars reuniens* a été appelée :

- Nucleus commissuralis intermedialis dorsalis : Rioch, 1929 ; Bodian, 1939.
- Nucleus commissuralis intermediodorsalis : J. Rose, 1942 ; Sawyer et coll., 1954.
- Nucleus commissuralis interdorsomedialis : Sloane, 1951.
- Nucleus commissuralis : Chu, 1932.

Les résultats de l'analyse quantitative sont donnés dans le tableau n° 20.

Les cellules du noyau médial varient en taille de 7 à 19 μ — moyennes : de 8,96 μ (*C. occidentalis*) à 15,09 μ (*Rhynchocyon*) — et sont donc comparables à celles du noyau parataenial. La densité cellulaire, par contre, est plus faible que celle du noyau parataenial — de 2.500 cellules chez *S. araneus* à 220 cellules par mm² chez *Erinaceus* —, de même que l'encombrement cellulaire (de 26,4 % chez *S. araneus* à 4,8 % chez *Erinaceus*). Le nombre de cellules varie énormément, puisqu'il n'est que de 7.700 cellules chez *S. minutus* ou *Tenrec* et atteint 144.000 cellules chez *Galago*.

Les cellules sont polygonales ou quadrangulaires, avec de longs prolongements, l'un massif, les autres ténus ; le caryon ovoïde, avec un très gros nucléole et une chromatine abondante, est excentrique dans un cytoplasme sombre et peu structuré. Les cellules sont assez régulièrement espacées (Fig. 67 a ; *Elephantulus*).

DISCUSSION

L'appartenance du noyau parataenial à la sphère olfactive est hautement probable, étant données ses afférences par la strie médullaire, et son appartenance au truncthalamus, c'est-à-dire aux formations thalamiques qui n'ont pas de projection néocorticale⁽⁶⁾. Il est difficile de le vérifier sur les Insectivores, puisque

⁽⁶⁾ Les récents travaux de Hiddema et Droogleever-Fortuyn chez le Rat (1960) montrent en effet que le noyau parataenial a des connexions avec l'amygdale, le tubercule olfactif et le N. accumbens.

tous appartiennent au type macrosmatique, Lémuriens compris. Seul *Potamogale*, dont le paléocortex est un peu réduit, montre un noyau parataenial de petite taille. Ce noyau n'est jamais très grand, et les espèces favorisées appartiennent aux familles les plus diverses (*Tupaia*, *Chrysochloris*, *Rhynchocyon*, *Erinaceus*, *Galemys*).

Le noyau médial est bien plus problématique ; il se projette chez les Mammifères supérieurs sur le lobe frontal, qui n'est vraiment développé que chez les Primates ; on ignore tout de ses fonctions, et son excitation physiologique ne retentit pas sur le comportement. De ses rapports avec le lobe frontal (Auer, 1956 ; von Bonin et Green, 1949 ; J. Rose et Woolsey, 1948 a), et de la grande taille

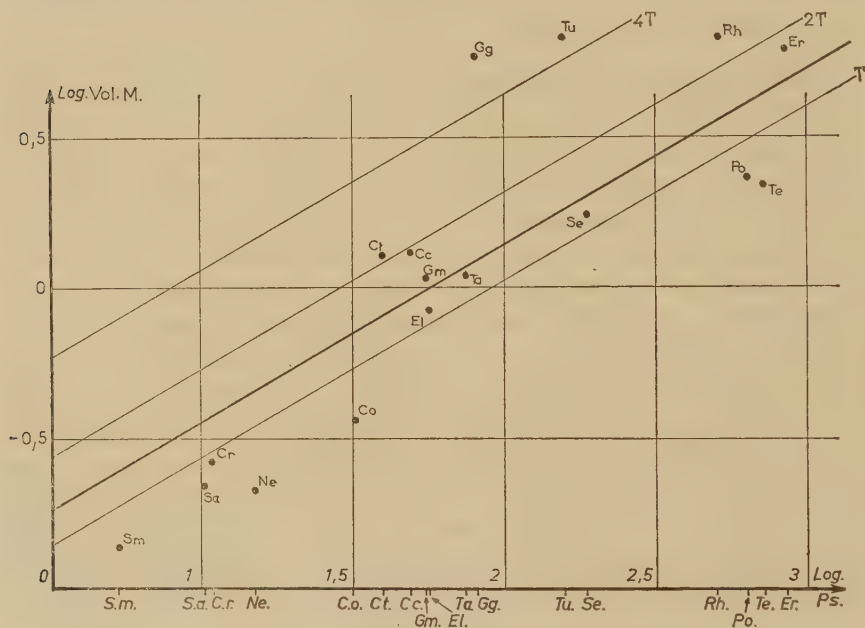


Fig. 26. — Relation « Volume du noyau médial / Poids somatique ». Coordonnées logarithmiques.

qu'il acquiert chez les Primates supérieurs et chez l'Homme, on a déduit que le noyau médial joue dans le thalamus un rôle coordonnateur ⁽⁷⁾ ; mais on ignore les connexions de ce noyau chez les Mammifères inférieurs dépourvus de lobe frontal. Par ailleurs, sa situation médialement à la lame médullaire moyenne, ses rapports pro-

(7) Walker (1959) classe le noyau médial, avec les noyaux dorsaux, dans le groupe des noyaux « associatifs ».

bables par le système des fibres périventriculaires avec l'hypothalamus, laissent entrevoir des fonctions relativement primitives dans lesquelles les afférences olfactives ne sont certainement pas négligeables ⁽⁸⁾.

L'analyse quantitative montre que le noyau médial, très réduit chez les Soricidae et les Tenrecidae, est un peu plus développé chez les Talpidae, Erinaceidae et Macroscelididae (Fig. 26) ; les espèces semi-aquatiques ne sont pas, à cet égard, favorisées par rapport aux espèces terrestres voisines : *Neomys* (i.r. = 62) et *S. minutus* (i.r. = 74) ; *Potamogale* (i.r. = 77) et *Setifer* (i.r. = 119) ; *Galemys* (i.r. = 147) et *Talpa* (i.r. = 126). Or, l'adaptation à la vie semi-aquatique retient surtout sur le développement du néocortex (Bauchoy et Stephan, 1961) ; le noyau médial est donc lié à une zone néocorticale qui ne s'est pas encore différenciée chez ces espèces, et ses fonctions sont probablement différentes de celles qu'on lui attribue chez les Primates.

On observe en outre un hiatus net entre les Insectivores et les deux Lémuriens ; entre *Rhynchocyon*, Insectivore le plus favorisé, et *Tupaia*, le volume du noyau médial, à poids somatique égal, passe du simple au double, et l'écart est encore plus net avec *Galago*. Il est donc permis de penser que le noyau médial, à partir de fonctions inconnues, mais probablement olfactives chez les Insectivores, acquiert chez les Primates des fonctions nouvelles (thalamus associatif) qui expliquent son grand développement chez l'Homme.

COMPLEXE PARAFASCICULAIRE

Il s'agit des noyaux parafasciculaire, subparafasciculaire et centre médian, qui ont en commun de ne pas avoir de projection néocorticale (truncothalamus). Leur extension orocaudale étant faible, on ne peut envisager d'analyser que leur volume global ; taille et densité cellulaires seront analysées séparément.

⁽⁸⁾ Cette remarque concorde avec les résultats expérimentaux d'Allen, cités par Le Magnen (1961), qui montrent que seules les ablations des cortex prépiriforme ou périamygdalaire, ou la lobectomie préfrontale sont capables de supprimer la perception et la discrimination olfactives.

NUCLEUS PARAFASCICULARIS (Pf)

Terme presque universellement adopté, sauf :

- Nucleus medialis posterior + N. prebigeminalis medialis : M. Rose, 1935.
- Nucleus dorsomedialis (pro parte) : Wahren, 1957.

La *pars reuniens* n'a pas reçu, à ma connaissance, de dénomination.

Les résultats de l'analyse quantitative sont donnés dans le tableau n° 21.

Les cellules du noyau parafasciculaire varient en taille de 5,5 à 15 μ — moyennes, de 7,28 μ (*S. minutus*) à 12,05 μ (*Galago*). La densité cellulaire est élevée : de 6.340 cellules par mm² chez *S. minu-*

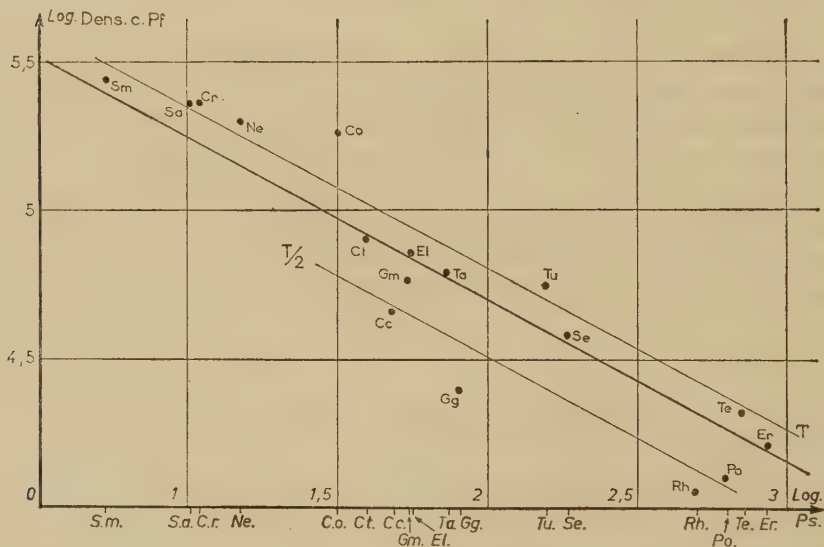


Fig. 27. — Relation « Densité cellulaire du noyau parafasciculaire / Poids somatique ». Coordonnées logarithmiques.

tus à 760 chez *Rhynchocyon* (Fig. 27). L'encombrement cellulaire passe de 39,0 % chez *S. araneus* à 10,3 % chez *Potamogale*. Le nombre de cellules n'a été estimé que pour l'ensemble des trois noyaux parafasciculaires ; il passe de 23.000 chez *Chlorotalpa* à 133.000 chez *Tupaia*.

Les cellules du noyau parafasciculaire sont assez semblables à celles du noyau médial, mais les prolongements cellulaires sont moins nettement visibles, et le caryon a quelquefois, comme dans le noyau parataenial, un aspect piriforme ; le cytoplasme n'est pas plus intensément coloré que celui des cellules médiales, mais la densité cellulaire étant bien plus forte, le noyau offre dans son ensemble un aspect sombre. Les cellules sont groupées de façon très irrégulière (Fig. 67 b ; *Setifer*).

NUCLEUS SUBPARAFASCICULARIS (Spf)

Noyau de petite taille, peu souvent identifié ; appellations :

- Nucleus subparafascicularis : Rioch, 1929 ; Suzuki, 1936 ; Atlas et Ingram, 1937 a ; Solnitzky, 1938 ; Bodian, 1939 ; Goldby, 1941 ; Kuhlenbeck, 1951 ; Bauchot, 1959.
- Nucleus subfascicularis : Chu, 1932 a ; Papez, 1932 ; Papez et Aronson, 1934.
- Nucleus alatus superior : M. Rose, 1935.

Par suite de sa trop faible taille, l'analyse quantitative de ce noyau n'a pas été faite.

Les cellules du noyau subparafasciculaire varient en taille de 5,5 à 16 μ ; densité cellulaire et encombrement sont comparables à ceux du noyau parafasciculaire. Les caractères histologiques sont également voisins, la différence essentielle étant l'orientation des cellules parallèlement à la lame médullaire externe (Fig. 57 c ; *Talpa*).

(NUCLEUS) CENTRUM MEDIANUM (CM)

Terme dû à Luys, et généralement adopté, toutes les fois que les auteurs ont identifié ce noyau ; dans les autres cas, il a généralement été considéré comme partie intégrante du noyau parafasciculaire. Synonymes :

- Nucleus parvocellularis thalami : Malone, 1910.
- Nucleus parafascicularis, pars ventralis : Papez, 1932.
- Nucleus parafascicularis, pars posterolateralis : Bodian, 1939.
- Nucleus medialis ventralis : Iso, 1941 ; Arai, 1949.
- Nucleus (Griseum) centralis : Vogt et Vogt, 1941 ; Hassler, 1959 ; Heiner, 1960.

Tableau N° 21. Noyau parafasciculaire.

	Soricidae terrestres	Insectiv. terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Taille cell.</u> Ecart-type	0,0234	0,0560	0,0616
Coeff. corrélation	0,3609	0,9346	0,7818
Constante d'équilibre	0,030	0,066	0,073
<u>Densité cell.</u> Ecart-type	0,0649	0,4714	0,4438
Coeff. corrélation	0,9941	0,9853	0,9398
Constante d'équilibre	-0,230	-0,584	-0,632

Indices de relation "Taille cellulaire / Ps":

Co: 93	Se: 95	Te: 98	Sm: 98	Cr: 100	Er: 101	Ta: 104
Ne: 106	Sa: 108	Po: 109	Cc: 110	El: 115	Gm: 115	Rh: 117
Tu: 118	Ct: 123	Gg: 134				

Indices de relation "Densité cellulaire cubique / Ps" (Fig. 59):

Gg: 35	Rh: 42	Cc: 48	Po: 54	Gm: 66	Ct: 75	Er: 80
El: 82	Ta: 82	Se: 84	Sm: 89	Te: 95	Sa: 105	Cr: 109
Ne: 111	Tu: 112	Co: 154				

Tableau N° 22. Centre médian.

	Soricidae terrestres	Insectiv. terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Taille cell.</u> Ecart-type	0,0290	0,0613	0,0708
Coeff. corrélation	0,2520	0,8028	0,5824
Constante d'équilibre	0,026	0,062	0,062
<u>Densité cell.</u> Ecart-type	0,0749	0,4655	0,4300
Coeff. corrélation	0,0289	0,9463	0,8660
Constante d'équilibre	0,008	-0,553	-0,560

Indices de relation "Taille cellulaire / Ps":

Te: 86	Co: 90	Sm: 95	Rh: 99	Ta: 100	Er: 101	Cr: 105
Sa: 107	El: 109	Po: 112	Ne: 113	Se: 113	Gg: 118	Gm: 124
Cc: 131	Ct: 131	Tu: 148				

Indices de relation "Densité cellulaire cubique / Ps":

Ct: 46	Rh: 51	Er: 58	El: 67	Tu: 69	Cc: 70	Sm: 70
Sa: 71	Ta: 80	Te: 101	Gg: 102	Po: 106	Cr: 116	Se: 123
Ne: 134	Co: 180	Gm: 191				

Tableau N° 23. Complexe parafasciculaire.

	Soricidae terrestres	Insectiv. terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Volume nucl.</u> Ecart-type	0,2349	0,4869	0,4916
Coeff. corrélation	0,9873	0,9342	0,8732
Constante d'équilibre	0,829	0,572	0,650

Indices de relation "Volume / Ps":

Te: 54	Se: 58	Sm: 67	Sa: 90	Ct: 96	Cr: 101	Ne: 104
Co: 109	Cc: 109	Er: 130	Po: 141	El: 164	Ta: 191	Rh: 252
Tu: 282	Gm: 339	Gg: 345				

- Nucleus centromedianus : Stefens et Droogleever-Fortuyn, 1953.
- Nucleus mediolateralis : Shintani, 1959.

Les résultats de l'analyse quantitative sont donnés dans le tableau n° 22.

Les cellules du centre médian ont une taille variant de 5,5 à 17 μ — moyennes : de 7,06 μ (*S. minutus*) à 14,00 μ (*Tupaia*) — et sont donc comparables à celles du noyau parafasciculaire. La densité cellulaire est un peu plus faible : de 4.030 cellules par mm² chez *C. russula* à 530 cellules chez *Erinaceus*, l'encombrement cellulaire variant de 32,3 % chez *Neomys* à 6,1 % chez *Rhynchocyon* et *Potamogale*.

Même si l'on compare le centre médian de *Setifer* à celui de *Galago*, le premier encore à l'état d'ébauche, l'autre tout à fait caractéristique du type « Primates », l'histologie est analogue, et fort semblable à celle du noyau parafasciculaire. La seule différence est la présence, dans le centre médian, de deux types cellulaires, nets quand ils sont extrêmes, mais liés entre eux par des intermédiaires : le premier type consiste en cellules en tous points comparables à celles du noyau parafasciculaire, avec un cytoplasme un peu plus clair ; le second type, en cellules plus allongées, à prolongements cellulaires bien visibles, et dont le cytoplasme est si sombre, qu'il masque presque le caryon. Ces deux types cellulaires sont moins nettement caractérisés chez les espèces primitives que chez *Galago*, par exemple. Chez *Talpa*, leur répartition est telle qu'on peut subdiviser le noyau en une partie parvocellulaire, surtout riche en cellules sombres, et une partie magnocellulaire, surtout riche en cellules plus claires et sphériques. Cette subdivision ne se retrouve pas chez tous les Insectivores, et est absente chez les Lémuriens (Fig. 67 d ; *Galago*).

DISCUSSION

L'analyse quantitative du volume du complexe parafasciculaire donne les résultats mentionnés dans le tableau n° 23.

L'origine du centre médian à partir du noyau parafasciculaire ou du noyau paracentral a déjà été discutée ; si le problème ne peut être résolu en ce qui concerne les Primates, chez les Insectivores, il est évident que le centre médian n'est que la portion latérale, ou

postérolatérale, du noyau parafasciculaire, les caractères histologiques de ces noyaux étant voisins. Les fonctions du noyau parafasciculaire sont inconnues ⁽⁹⁾, mais on attribue actuellement au centre médian des connexions striées (Mettler, 1947 ; McLardy, 1948) et un rôle de convergence et de relais d'afférences visuelles, auditives et surtout somesthésiques, différentes de celles qui vont au noyau ventral caudal (Albe-Fessard et coll., 1956, 1958, 1959 a et 1960 ; Anderson et Berry, 1959). En tout cas, il est évident qu'il n'existe que des rapports de pure contiguïté entre le faisceau rétroflexe issu de l'habénula et les noyaux parafasciculaires. Comme l'ensemble de ces trois noyaux appartient au truncothalamus, on peut admettre qu'il est fonctionnellement homogène, et en discuter comme d'une entité.

Les trois noyaux ont des caractères histologiques voisins, y compris la taille cellulaire ; seule, la densité est notablement plus forte dans le noyau parafasciculaire que dans le centre médian.

L'ensemble des trois noyaux montre des indices de relation « Volume par rapport au poids somatique » très nettement classés dans l'ordre phylogénétique, ce qui montre qu'il augmente son importance fonctionnelle quand on va vers les Primates ; mais on n'observe pas, comme pour le noyau médial, de hiatus entre Insectivores et Lémuriens : *Galago* (i.r. = 345) est au niveau de *Galemys* (i.r. = 339). Par contre, les espèces semi-aquatiques sont nettement favorisées : *Neomys* (i.r. = 104) et *Sorex* (i.r. = 67 et 90) ; *Potamogale* (i.r. = 141) et *Setifer* (i.r. = 58) ; *Galemys* (i.r. = 339) et *Talpa* (i.r. = 191). Bien que ce groupe de noyaux n'ait pas de projections néocorticales directes, il faut admettre un certain parallélisme entre le développement des aires sensorielles et associatives du cortex, et celui du complexe parafasciculaire.

Je voudrais terminer l'étude du groupe médial sur une remarque : qui dit groupe médial pense surtout au noyau médial ; il est vrai qu'il en représente, en volume, environ 50 %. Mais si l'on considère le nombre de cellules, la proportion est bien différente : elle varie de 15 % chez *Galemys* à 66 % chez *Galago*, et cette dernière espèce mise à part, à 39 % chez *Potamogale*. Chez les Insectivores donc, c'est le complexe parafasciculaire qui constitue la majeure partie des cellules du groupe médial. Seuls les Primates voient cette proportion s'inverser au profit du noyau médial.

(9) En dehors de ses connexions avec le putamen ; on trouvera une mise au point sur ce problème dans Hiddema et Droogleever-Fortuyn (1960).

D) THALAMUS, GROUPE MEDIAN (ET INTRALAMELLAIRE)

Le groupe médian comporte les noyaux suivants, tous considérés comme appartenant au truncothalamus : noyaux paraventriculaire, intermédiaire, central médian, paracentral, central latéral, réunien, interventral et submédial. La plupart de ces noyaux sont de petite taille, et leur volume global seul a été analysé. L'étude de la relation « Volume par rapport au poids somatique » donne les résultats mentionnés dans le tableau n° 24.

Contrairement aux théories classiques, nous voyons que le groupe médian, réputé primitif et en voie de régression chez les Mammifères supérieurs, accuse une évolution positive dans la lignée Insectivores-Lémuriens (Fig. 28), tant pour le volume occupé que pour le nombre de cellules. Seule la proportion du nombre de cellules du groupe médian au nombre de cellules du thalamus donne un classement à peu près conforme à la phylogénèse :

Chrysochloridae : 24,3 %	Tenrecinae : 24,1 %	Talpa : 21,9 %
Soricinae : 19,7 %	Erinaceus : 18,8 %	Crocidurinae : 14,4 %
Macroscelididae : 14,4 %	Galemys : 11,0 %	Neomys : 10,8 %
Potamogale : 9,9 %	Galago : 8,9 %	Tupaia : 7,9 %

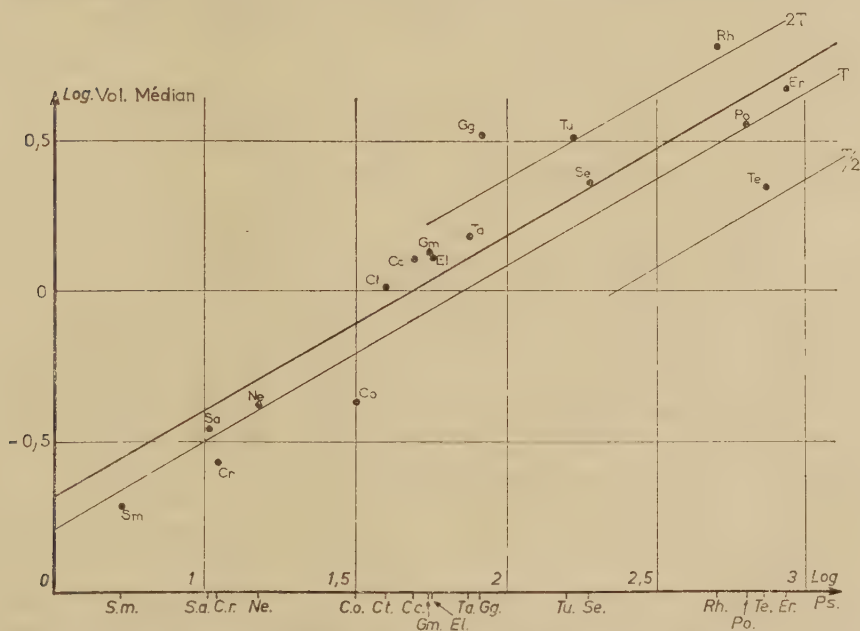


Fig. 28. — Relation « Volume des noyaux médians et intralamellaires / Poids somatique ». Coordonnées logarithmiques.

Il n'y a donc pas régression du groupe médian chez les Insectivores, mais croissance ralentie quand on la compare à celle des autres noyaux thalamiques. L'examen des valeurs relatives montre en outre que le groupe médian « semble » d'autant plus réduit que le néocortex est plus développé (il est minimum en valeur relative chez les espèces semi-aquatiques et les Lémuriens), alors qu'en réalité, en volume tout au moins, il atteint une taille égale et jusqu'à trois fois supérieure à celle qu'il a chez les Insectivores terrestres de référence.

L'analyse quantitative de la taille et de la densité cellulaires n'a été faite que pour les noyaux paraventriculaire, central et réunien ; les autres noyaux n'ayant pas été mesurés dans toutes les espèces, seuls les indices de relation ont été calculés.

NUCLEUS PARAVENTRICULARIS (Pa)

Terme assez généralement adopté ; la plupart des auteurs le subdivisent en deux parties, antérieure et postérieure. Synonymies :

- Noyau supérieur du raphé : Ramon y Cajal, 1909.
- Nucleus paramedianus : Malone, 1910 ; Hassler, 1959.
- Nucleus parataenialis, pars subependymaria : Friedemann, 1912.
- Nucleus parataenialis, pars medialis : Pines, 1927.
- Nucleus dorsalis raphae : Le Gros Clark, 1929 a.
- Nucleus medialis anterior B : Grünthal, 1934.
- Nucleus praecommissuralis + N. commissurae mollis dorsalis : M. Rose, 1935.
- Nucleus paraventricularis anterior : Suzuki, 1936.
- Nucleus paraventricularis stellatocellularis : Krieg, 1944 ; Heiner, 1960.
- Nucleus reuniens arcuatus, pars dorsalis : Iso, 1941 ; Mayeda, 1941 ; Arai, 1949.
- Nucleus habenularis medialis : Wahren, 1957.
- Nucleus rotundocellularis : Heiner, 1960.

Les résultats de l'analyse quantitative sont donnés dans le tableau n° 25.

Les cellules du noyau paraventriculaire ont une taille variant de 5 à 16 μ — moyennes : de 7,40 μ (*C. occidentalis*) à 12,92 μ (*Potamogale*) — et une densité assez forte : 7.590 cellules par mm² chez

S. minutus à 920 cellules chez *Potamogale*. L'encombrement cellulaire varie entre 44,8 % chez *S. minutus* et 11,6 % chez *Rhynchocyon*.

Les cellules sont le plus souvent polygonales, tri- ou quadrangulaires, avec un seul prolongement visible, court et massif ; le caryon est très excentrique, ovale ou elliptique ; le cytoplasme abondant, très fortement coloré à un pôle, est généralement opposé au prolongement visible. Les cellules sont disposées suivant les mailles d'un réseau (Fig. 67 e ; *Erinaceus*).

NUCLEUS INTERMEDIALIS (= RHOMBOIDALIS, Rh)

Le terme de noyau rhomboïdal ayant été donné par Ramon y Cajal en 1909, au noyau central médian, je crois préférable d'utiliser pour ce noyau le terme de noyau intermédiaire, emprunté à Krieg (1948) ; il a l'avantage, d'une part, de faire cesser toute équivoque, d'autre part, de substituer à un qualificatif de forme (toujours labile d'un genre à l'autre) un qualificatif topographique (bien plus constant). Les diverses appellations de ce noyau sont :

- Nucleus rhomboidalis : Rioch, 1929 ; Chu, 1932 a ; Papez, 1932 ; Aronson et Papez, 1934 ; Solnitzky, 1938 ; Bodian, 1939 ; Goldby, 1941 ; J. Rose, 1942 ; Sheps, 1945 ; Jimenez-Castellanos, 1949 ; Kuhlenbeck, 1951 ; Sloane, 1951 ; Campbell et Ryzen, 1953.
- Nucleus rhomboideus : Le Gros Clark, 1930 ; Atlas et Ingram, 1937 a ; Droogleever-Fortuyn, 1950 ; Stefens et Droogleever-Fortuyn, 1953.
- Nucleus commissurae mollis impar : M. Rose, 1935.
- Nucleus reuniens supraanteromedialis : Iso, 1941.
- Nucleus paraventricularis rotundocellularis : Krieg, 1944.
- Nucleus intermedialis : Krieg, 1948 ; Bauchot, 1959.
- Nucleus reuniens arcuatus, pars intermedia : Arai, 1949.
- Nucleus centralis intermedialis : Olszewski, 1952 ; Eidelberg et Saldias, 1960.

Indices de relation « Taille cellulaire / Ps » :

Ta : 88	Co : 92	Se : 94	Rh : 97	Er : 98	Cr : 102	Gm : 106
Po : 109	Sm : 111	Ne : 114	Gg : 115	Ct : 116	Sa : 116	Cc : 122

Indices de relation « Densité cellulaire cubique / Ps » :

Ct : 37	Ne : 53	Cr : 61	Sm : 62	Er : 63	Cc : 70	Gm : 73
Sa : 94	Gg : 107	Ta : 135	Rh : 136	Co : 139	Se : 144	Po : 272

Tableau N° 24. Groupe médian.

	Soricidae terrestres	Insectiv. terrestres	Ensemble des Insectivores
Volume nucl. Ecart-type	0,1288	0,4848	0,4475
Coeff. corrélation	0,9140	0,9627	0,9178
Constante d'équilibre	0,421	0,587	0,622

Indices de relation "Volume / Ps":

Te: 58	Co: 69	Cr: 81	Sm: 88	Po: 101	Ne: 104	Sa: 107
Er: 114	Se: 132	Ct: 146	El: 149	Ta: 150	Gm: 155	Cc: 160
Tu: 205	Rh: 214	Gg: 311				

Nombre de cellules (10^{-3}):

Cr: 35	Ne: 37	Sm: 46	Te: 46	Co: 47	Ct: 47	Sa: 51
Cc: 63	Gm: 66	Po: 71	Er: 81	Ta: 85	El: 96	Se: 103
Tu: 108	Rh: 123	Gg: 129				

Tableau N° 25. Noyau paraventriculaire.

	Soricidae terrestres	Insectiv. terrestres	Ensemble des Insectivores
Taille cell. Ecart-type	0,0234	0,0740	0,0668
Coeff. corrélation	0,3893	0,9001	0,8413
Constante d'équilibre	-0,033	0,084	0,085
Densité cell. Ecart-type	0,1409	0,3809	0,3696
Coeff. corrélation	0,6759	0,9596	0,9347
Constante d'équilibre	-0,340	-0,459	-0,523

Indices de relation "Taille cellulaire / Ps":

Co: 85	Ta: 93	Rh: 96	Ne: 99	Cr: 99	Sm: 99	Te: 101
Gm: 103	Se: 104	Sa: 106	Er: 111	Ct: 112	Cc: 116	Gg: 117
El: 117	Po: 120	Tu: 120				

Indices de relation "Densité cellulaire cubique / Ps":

Po: 54	Tu: 56	Cr: 60	Cc: 61	Gm: 64	Ta: 65	Rh: 65
Gg: 68	Ne: 69	Ct: 77	Sa: 84	Sm: 96	Te: 109	El: 114
Er: 125	Co: 127	Se: 133				

Tableau N° 26. Noyau central médian.

	Soricidae terrestres	Insectiv. terrestres	Ensemble des Insectivores
Taille cell. Ecart-type	0,0187	0,0478	0,0631
Coeff. corrélation	0,6873	0,9237	0,6970
Constante d'équilibre	0,046	0,056	0,067
Densité cell. Ecart-type	0,1474	0,4659	0,3837
Coeff. corrélation	0,5338	0,9696	0,9198
Constante d'équilibre	-0,281	-0,568	-0,535

Indices de relation "Taille cellulaire / Ps":

Co: 94	Te: 96	Ta: 96	Cr: 97	Se: 98	Gm: 103	Tu: 103
El: 104	Er: 104	Sm: 106	Rh: 110	Sa: 110	Ne: 116	Gg: 119
Po: 132	Cc: 133	Ct: 141				

Indices de relation "Densité cellulaire cubique / Ps":

Gm: 41	Ct: 47	Sa: 59	Tu: 66	Cc: 77	Er: 78	Ne: 79
Te: 83	Se: 93	Rh: 97	Gg: 97	Sm: 98	Po: 109	Ta: 122
Cr: 122	Co: 143	El: 151				

Les cellules du noyau intermédiaire ont une taille variant de 5 à 16 μ — moyennes : de 7,73 μ (*C. occidentalis*) à 11,33 μ (*Potamo-gale*) —, donc comparable à celle du noyau paraventriculaire ; la densité cellulaire est un peu inférieure : 4.890 cellules par mm^2 chez *S. araneus* à 760 chez *Erinaceus* ; l'encombrement cellulaire passe de 39,6 % chez *S. araneus* à 8,1 % chez *Erinaceus* ; il est donc un peu plus léger que celui du noyau paraventriculaire.

Les cellules sont pratiquement toutes fusiformes, orientées parallèlement les unes aux autres, avec des prolongements courts et massifs ; le caryon est sphérique, à nucléole petit et granulations claires ; le cytoplasme, rejeté de part et d'autre du caryon, à la base de chaque prolongement, est de teinte générale sombre (Fig. 67 f ; *Elephantulus*).

NUCLEUS CENTRALIS MEDIANUS (Ce m)

Ce noyau étant impair et situé dans le plan thalamique médian, le qualificatif de medianus est préférable à celui de medialis, utilisé le plus souvent. Les synonymies sont :

- Noyau rhomboïdal : Ramon y Cajal, 1909.
- Nucleus centralis medialis : Rioch, 1929 ; Crouch, 1934 a ; Aronson et Papez, 1934 ; Atlas et Ingram, 1937 a ; Solnitzky, 1938 ; Walker, 1938 b et d ; Sheps, 1945 ; Krieg, 1948 ; Kuhlenbeck, 1951 ; Sloane, 1951 ; Stefens et Droogleever-Fortuyn, 1953 ; Campbell et Ryzen, 1953 ; Dekaban, 1953 ; Kruger, 1959.
- Nucleus centralis : Le Gros Clark, 1929 a ; Chu, 1932 a ; Papez, 1932 ; Bodian, 1939 ; Goldby, 1941 ; J. Rose, 1942 ; Droogleever-Fortuyn, 1950 ; Powell et Cowan, 1954 ; Sawyer et coll., 1954 ; A. Hess, 1955.
- Nucleus centralis medius : Le Gros Clark, 1930 et 1932 a.
- Nucleus medialis centralis : Suzuki, 1936.
- Nucleus rhomboidalis : Iso, 1941 ; Mayeda, 1911 ; Krieg, 1944 et 1948 ; Arai, 1949 ; Holmes, 1953.
- Nucleus reuniens supraparamedianus : Iso, 1941.
- Nucleus centralis, pars medialis : Jimenez-Castellanos, 1949.
- Nucleus centralis inferior : Olszewski, 1952 ; Eidelberg et Saldias, 1960.

- Nucleus rhomboideus : de Groot, 1959.
- Nucleus commissuralis : Hassler, 1959.
- Nucleus intermedius : Heiner, 1960.

Les résultats de l'analyse quantitative sont donnés dans le tableau n° 26.

Les cellules du noyau central médian ont des tailles extrêmes de 5 et 16 μ , et des tailles moyennes variant de 7,42 μ (*C. russula*) à 13,36 μ (*Potamogale*), donc un peu supérieures à celles du noyau paraventriculaire. La densité cellulaire varie de 6.070 cellules par mm² (*S. minutus*) à 840 (*Erinaceus*) ; l'encombrement cellulaire est comparable à celui du noyau intermédiaire : de 35,7 % chez *S. minutus* à 8,7 % chez *Tenrec*.

Les cellules sont arrondies ou piriformes, avec quelques prolongements visibles n'affectant pas la forme générale de la cellule ; le caryon est arrondi, volumineux, clair, avec nucléole central ; le cytoplasme est réduit, le plus souvent localisé à un pôle, se colorant modérément. Les cellules sont assez uniformément réparties, et ne manifestent pas une orientation préférentielle nette (Fig. 68 a ; *Elephantulus*).

NUCLEUS PARACENTRALIS (PCe)

Terme généralement adopté, sauf :

- Noyau falciforme : Ramon y Cajal, 1909.
- Nucleus paralamellaris : Pines, 1927.
- Nucleus alatus superior : M. Rose, 1935.
- Nucleus laminaris partes mediales anterior + posterior : Iso, 1941 ; Arai, 1949.
- Nucleus laminaris ventromedialis : Mayeda, 1941.

Associé au noyau central latéral, le noyau paracentral a également reçu les appellations suivantes :

- Nucleus reuniens : Neiding, 1911.
- Nucleus circularis : Grünthal, 1934 ; Simma, 1957.
- Nucleus medialis, pars lateralis : Holmes, 1953.
- Nucleus lamellaris : Wahren, 1957.
- Nucleus intralamellaris : Hassler, 1959.

NUCLEUS CENTRALIS LATERALIS (Ce 1)

Terme généralement adopté, sauf :

- Nucleus laminae internae : Pines, 1927.
- Nucleus paracentralis : Le Gros Clark, 1930.
- Nucleus magnocellularis : Gerebtzoff, 1940 b.
- Nucleus laminaris, partes laterales anterior + posterior : Iso, 1941 ; Arai, 1949.
- Nucleus laminaris dorsolateralis : Mayeda, 1941.
- Nucleus centralis, pars lateralis : Jimenez-Castellanos, 1949.

On a souvent décrit le noyau central latéral comme un noyau à grandes cellules (N. magnocellularis de Gerebtzoff chez le cobaye ; l'auteur y voit « les plus grandes cellules du diencéphale »). Ce caractère doit être particulier à cette espèce ; chez les Insectivores, il n'existe aucune différence significative de taille ni de densité entre ces deux noyaux, et leur distinction tient surtout à la topographie et à l'orientation cellulaire. Aussi les résultats de l'analyse quantitative et les caractères histologiques peuvent être groupés.

Indices de relation « Taille cellulaire / Ps » :

Gm : 91	Te : 92	Ta : 92	Er : 96	Tu : 99	Sm : 101	Co : 102
Cr : 102	Se : 108	Sa : 108	Ne : 109	El : 110	Ct : 127	Po : 129
Cc : 138						

Indices de relation « Densité cellulaire cubique / Ps » :

Ct : 47	Sa : 53	Cc : 57	El : 58	Gm : 66	Ne : 66	Ta : 76
Se : 89	Co : 91	Er : 101	Cr : 108	Tu : 113	Po : 122	Sm : 134
Te : 147						

Les cellules des noyaux paracentral et central latéral ont une taille variant de 5 à 18 μ — moyennes : de 7,30 μ (*S. minutus*) à 13,00 μ (*Potamogale*) — donc comparable à celle du noyau central médian. La densité cellulaire est également du même ordre : 5.240 cellules par mm² chez *S. minutus* à 700 cellules chez *Erinaceus* ; l'encombrement cellulaire passe de 27,8 % chez *S. minutus* à 8,3 % chez *Tenrec*.

Les cellules, fusiformes, sont assez semblables à celles du noyau intermédiaire, nettement orientées le long des fibres de la lame médullaire interne ; le caryon est arrondi ou ovale, avec un gros nucléole ;

le cytoplasme périphérique, pauvre, assez bien coloré, est surtout abondant aux deux pôles du fuseau. Les cellules sont groupées de façon assez irrégulière (Fig. 68 b : P Ce ; *Chrysochloris* ; Fig. 68 c : Ce 1 ; *Chlorotalpa*).

NUCLEUS REUNIENS (Re)

Terme généralement adopté, sauf :

- Noyau commissural inférieur : Ramon y Cajal, 1909.
- Nucleus ventralis commissurae mediae : Pines, 1927.
- Nucleus submedius : Papez, 1932.
- Nucleus medialis posterior R : Grünthal, 1934.
- Nucleus reuniens anterior + reuniens posterior : Aronson et Papez, 1934 ; Atlas et Ingram, 1937 a.
- Nucleus medialis ventralis : M. Rose, 1935 ; Walker, 1938 b et d ; Kruger, 1959.
- Nucleus reuniens anterior : Bodian, 1939.
- Nucleus paramedialis : Stoffels, 1939.
- Nucleus reuniens arcuatus, pars ventralis : Iso, 1941 ; Arai, 1949.
- Nucleus reuniens ventralis : Kühlenbeck, 1948.
- Nucleus reuniens accessorius ventralis : Arai, 1949.
- Nucleus paramedianus + N. submedius : Droogleever-Fortuyn, 1950.
- Nucleus endymalis : Hassler, 1959.

Les résultats de l'analyse quantitative sont donnés dans le tableau n° 27.

Les cellules du noyau réunien ont une taille comprise entre 5 et 16 μ , les moyennes variant de 7,13 μ (*S. minutus*) à 12,13 μ (*Tenrec*) ; elles sont donc un peu plus petites que celles des noyaux médians dorsaux (paraventriculaire, intermédiaire et central). La densité cellulaire par mm² passe de 5.790 chez *S. minutus* à 560 chez *Tenrec*, et l'encombrement de 29,6 % chez *S. araneus* à 8,2 % chez *Tenrec* ; le noyau réunien est donc plus aéré que les noyaux médians dorsaux.

Les cellules, fusiformes, assez allongées, rarement triangulaires, sont orientées parallèlement les unes aux autres ; le caryon elliptique occupe la portion moyenne de la cellule ; le cytoplasme concentré à un des pôles du fuseau renferme des corps de Nissl for-

tement colorés ; les prolongements assez massifs sont visibles sur une courte distance. Les cellules sont assez régulièrement réparties (Fig. 68 d ; *Chlorotalpa*).

NUCLEUS INTERVENTRALIS (Iv)

Ce noyau a été rarement identifié comme une entité distincte ; on le considère souvent comme une *pars reuniens* du noyau ventral médial, ou comme la portion caudale du noyau réunien. Synonymes :

- Nucleus (commissuralis) interventralis : Rioch, 1929 ; Chu, 1932 a ; Papez, 1932 ; Aronson et Papez, 1934 ; Atlas et Ingram, 1937 a ; Solnitzky, 1938 ; J. Rose, 1942 ; Krieg, 1948 ; Jimenez-Castellanos, 1949 ; Sloane, 1951 ; Bauchot, 1959.
- Nucleus reuniens posterior : Bodian, 1939.
- Nucleus reuniens (pro parte) : Krieg, 1944 ; Campbell et Ryzen, 1953 ; A. Hess, 1955.
- Nucleus reuniens : Heiner, 1960.

Indices de relation « Taille cellulaire / Ps » :

Co : 90	Er : 95	Te : 96	Cr : 96	Ta : 99	Sa : 100	Rh : 104
Sm : 107	Gm : 120	Se : 120	El : 122	Po : 126	Gg : 131	Cc : 131
Ne : 132	Ct : 141					

Indices de relation « Densité cellulaire cubique / Ps » :

Ct : 22	Ne : 33	Cr : 48	Se : 59	Cc : 62	El : 66	Te : 74
Rh : 90	Gm : 95	Po : 99	Co : 99	Sm : 109	Sa : 117	Ta : 122
Gg : 155	Er : 176					

Les cellules du noyau interventral varient en taille de 5 à 15 μ — moyennes : de 7,09 μ (*C. russula*) à 12,37 μ (*Potamogale*) — et sont donc comparables à celles du noyau réunien. La densité cellulaire est maximale chez *S. minutus* (4.000 cellules par mm²), minimale chez *Tenrec* (530 cellules) ; l'encombrement cellulaire passe de 23,4 % chez *Galago* à 4,8 % chez *Tenrec* ; le noyau interventral est donc un peu moins dense que le noyau réunien.

Les cellules, arrondies, sont plus ou moins déformées par un ou deux prolongements visibles très fins ; le caryon est sphérique ; le cytoplasme, pauvre, très faiblement coloré, est le plus souvent concentré à un pôle de la cellule. Les cellules ne sont pas

orientées dans une direction préférentielle, mais forment un réseau plus ou moins net (Fig. 68 e ; *Talpa*).

NUCLEUS SUBMEDIUS (Sm)

Un des noyaux dont la nomenclature est la plus confuse, comme en témoignent les synonymies suivantes :

- Noyau ovoïde : Ramon y Cajal, 1909.
- Nucleus submedius : Rioch, 1929 ; Suzuki, 1936 ; Atlas et Ingram, 1937 a ; Solnitzky, 1938 ; Walker, 1938 b et d ; Sheps, 1945 ; Krieg, 1948 ; Jimenez-Castellanos, 1949 ; Kuhlenbeck, 1951 ; Sloane, 1951 ; Campbell et Ryzen, 1953 ; Dekaban, 1953 ; Bauchot, 1959 ; Heiner, 1960.
- Nucleus rhomboidalis : Le Gros Clark, 1929 a.
- Nucleus centralis lateralis : Le Gros Clark, 1930.
- Nucleus medialis ventralis : Le Gros Clark, 1932 a ; Crouch, 1934 a ; J. Rose, 1942 ; Kuhlenbeck, 1951 ; Powell et Cowan, 1954 ; Kruger, 1959.
- Nucleus ventralis, pars submedia : Aronson et Papez, 1934.
- Nucleus alatus inferior : M. Rose, 1935.
- Nucleus paramedianus : Iso, 1941 ; Mayeda, 1941 ; Arai, 1949.
- Nucleus gelatinosus : Krieg, 1944.
- Nucleus intralamellaris oralis ventralis : Hassler, 1959.

Indices de relation « Taille cellulaire / Ps » :

Rh : 84	Co : 85	Ta : 86	Tu : 94	Gm : 94	Er : 99	Cr : 101
El : 102	Ne : 104	Sa : 106	Gg : 112	Ce : 121	Ct : 123	Sm : 124
Po : 135						

Indices de relation « Densité cellulaire cubique / Ps » :

Sm : 31	Cr : 54	Sa : 55	Ne : 60	Gm : 66	Ct : 69	El : 76
Ce : 80	Gg : 97	Co : 101	Tu : 122	Po : 123	Ta : 174	Er : 185
Rh : 234						

Les cellules du noyau submédial ont une taille variant de 6 à 19 μ — moyennes : de 7,72 μ (*C. occidentalis*) à 15,21 μ (*Potamogale*) — donc plus grande que celle des noyaux médians ventraux (réunien et interventral), et des noyaux médians dorsaux ; la densité cellulaire est faible : 2.570 cellules par mm² chez *S. araneus* à 990 cellules chez *Potamogale*, et varie peu en fonction de la taille

somatique ; l'encombrement cellulaire passe de 24,3 % chez *Chrysochloris* à 12,6 % chez *Galemys*.

Les cellules sont arrondies ou ovoïdes, avec peu de prolongements visibles ; le caryon ovoïde renferme deux nucléoles, un très gros et un petit, et une chromatine très claire ; le cytoplasme est clair, assez abondant, légèrement excentrique (cas normal), ou très régulièrement disposé autour du caryon (*S. araneus*). Mise à part la disposition cellulaire chez *Galago* ⁽¹⁰⁾, les cellules montrent une légère orientation parallèle à la lame médullaire interne, et sont disposées assez régulièrement (Fig. 68 f ; *Chrysochloris*).

DISCUSSION

Le groupe médian pose un certain nombre de problèmes qui ne sont pas tous faciles à résoudre. Le premier d'entre eux concerne sa subdivision ; on trouve dans la littérature tous les intermédiaires entre deux solutions possibles : ou bien confondre en une seule entité tout le groupe médian (sous le nom de noyau réunien ou de masse grise centrale) en arguant du fait que ces divers noyaux ont probablement des fonctions identiques, ou bien utiliser les caractères histologiques et subdiviser le groupe en un très grand nombre de noyaux. Rioch (1929), par exemple, distingue treize noyaux médians ; il semble évident qu'une subdivision trop poussée, purement histologique, ne se justifie pas ; par ailleurs, réunir l'ensemble sous une seule rubrique est également arbitraire, car la physiologie de ces noyaux est trop peu connue pour qu'on puisse se prévaloir d'une unité fonctionnelle. Aussi n'ai-je retenu, chez les Insectivores étudiés, que les masses nucléaires dont les caractères histologiques restent semblables d'une espèce à l'autre.

Le noyau submédial pose également un problème difficile, qui a retenti sur les synonymies de ce noyau. De nombreux auteurs rangent le noyau submédial non dans le groupe médian, mais soit dans le groupe médial, soit dans le groupe ventral. D'un point de vue purement descriptif, il n'y a aucune raison valable de placer le noyau submédial (ni les noyaux paracentral ou central latéral, comme cela arrive également), dans le groupe médial, sous pré-

(10) Voir la description du noyau submédial chez *Galago* (page 142).

Tableau N° 27. Noyau réunien.

	Soricidae terrestres	Insectiv. terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Taille cell.</u> Ecart-type	0,0301	0,0748	0,0664
Coeff. corrélation	0,1120	0,7932	0,6999
Constante d'équilibre	-0,012	0,075	0,070
<u>Densité cell.</u> Ecart-type	0,1839	0,4819	0,3647
Coeff. corrélation	0,8783	0,9468	0,8991
Constante d'équilibre	-0,577	-0,573	-0,497

Indices de relation "Taille cellulaire / Ps":

Ta: 86	Co: 87	Rh: 90	Er: 92	Tu: 97	Sm: 98	El: 100
Ct: 102	Ne: 103	Se: 105	Cr: 106	Sa: 108	Gm: 110	Po: 114
Te: 118	Cc: 120	Gg: 134				

Indices de relation "Densité cellulaire cubique / Ps":

Ct: 42	Te: 46	Gg: 54	Cr: 64	Ne: 68	Cc: 77	El: 92
Gm: 93	Co: 97	Sa: 100	Se: 103	Tu: 108	Sm: 108	Er: 112
Po: 129	Rh: 141	Ta: 170				

Tableau N° 28. Noyau dorsal oral.

	Soricidae terrestres	Insectiv. terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Volume nucl.</u> Ecart-type	0,2476	0,4272	0,5317
Coeff. corrélation	0,9225	0,8560	0,7480
Constante d'équilibre	0,816	0,460	0,603
<u>Taille cell.</u> Ecart-type	0,0251	0,0423	0,0526
Coeff. corrélation	0,1343	0,8691	0,6875
Constante d'équilibre	0,012	0,046	0,055
<u>Densité cell.</u> Ecart-type	0,1329	0,4308	0,3985
Coeff. corrélation	0,8620	0,8872	0,8146
Constante d'équilibre	-0,409	-0,480	-0,492

Indices de relation "Volume / Ps":

Se: 21	Te: 59	Sm: 62	Er: 70	Co: 103	Sa: 106	Cr: 127
Ct: 155	Ne: 218	Cc: 227	Ta: 253	Tu: 277	Gg: 292	El: 381
Po: 386	Rh: 419	Gm: 609				

Indices de relation "Taille cellulaire / Ps":

Te: 89	El: 93	Co: 94	Er: 98	Se: 99	Ta: 100	Sm: 102
Sa: 105	Tu: 106	Ne: 107	Po: 111	Rh: 112	Cr: 113	Gg: 120
Gm: 121	Cc: 121	Ct: 132				

Indices de relation "Densité cellulaire cubique / Ps":

Ct: 29	Gm: 32	Ta: 33	Cc: 44	Tu: 46	Sa: 68	Er: 81
Rh: 82	Po: 88	Sm: 90	Cr: 98	Ne: 99	Co: 109	Gg: 122
Te: 141	El: 142	Se: 176				

texte que ce sont des formations paires. Il faut concevoir les groupes thalamiques non seulement comme des entités topographiques, mais aussi comme des entités fonctionnelles. Walker (1938 b) a montré, par des expériences de dégénérescence, que le noyau submédial appartient au truncothalamus, et non au néothalamus ⁽¹¹⁾ ; il est donc préférable de l'associer au groupe médian, lui aussi indépendant du néocortex cérébral. Quelques auteurs ont identifié comme noyau submédial une portion qui appartient sans conteste au noyau ventral oral (en particulier sa portion médiane) ; bien que le noyau submédial soit la masse nucléaire médiane qui possède les cellules les plus grandes, la différence de taille est encore telle que la confusion n'est pas possible, et les cellules submédiales, comparées à celles du groupe ventral, sont de petite taille.

L'examen du classement des indices de relation « Taille cellulaire par rapport au poids somatique » montre que les espèces primitives sont, non pas distribuées en début de liste, comme c'est le cas le plus fréquent, mais plutôt parmi les espèces à grosses cellules (pour tous les noyaux du groupe médian). Par ailleurs, nous avons vu que, chez *S. araneus* en particulier, le noyau submédial présente des ailes latérales, ventrales au noyau paracentral, qui l'intègrent plus ou moins à l'ensemble des noyaux ventraux ; c'est sans doute une disposition analogue qu'a voulu traduire M. Rose (1935) chez le Lapin en parlant de *N. alatus inferior*. *S. araneus* possède aussi des cellules submédiales de grande taille. Cet ensemble de faits s'accorde assez bien avec l'hypothèse de Krieg (1944), qui voit dans ce noyau l'homologue du *N. rotundus* des Sauropsidés ⁽¹²⁾.

Nous venons de voir que, dans le groupe médian, les espèces primitives sont généralement pourvues de grandes cellules ; ce fait semble prouver qu'un niveau fonctionnel plus élevé s'accompagne, dans le diencéphale, de cellules proportionnellement plus grandes ; il faut considérer les petites cellules comme étant res-

⁽¹¹⁾ La question est fort controversée. L'opinion de Walker est la plus courante. Toutefois Peele (1954) indique chez l'Homme une projection sur le cortex préfrontal, et récemment Macchi et Arduini (1958) ont établi que les noyaux submédial et réunien dégénèrent après hémidécortication. La question exige de nouvelles recherches.

⁽¹²⁾ L'hypothèse d'Ingvar (1923) — *N. rotundus* précurseur du noyau ventral caudal — ne me semble pas justifiée, puisqu'Ingvar démontre chez les Oiseaux les connexions purement striées de ce noyau. Le *N. rotundus* appartient donc aussi au truncothalamus. Ariens-Kappers (1942) lui donne pour correspondants mammaliens, outre le noyau submédial, le complexe parafasciculaire, également truncothalamique.

tées plus proches de l'état embryonnaire et peu différenciées fonctionnellement. Les cellules du groupe médian, généralement de petite taille chez les Insectivores, appartiennent donc à un groupe qui évolue peu fonctionnellement. Les cellules des noyaux médians ventraux (réunien et interventral) étant d'autre part plus petites que celles des noyaux dorsaux (paraventriculaire, intermédiaire et central), il faut considérer ces derniers comme se trouvant à un niveau fonctionnel plus élevé. On admet généralement aujourd'hui que les noyaux médians dorsaux ont des connexions striées (surtout les noyaux intermédiaire et centraux ⁽¹³⁾), alors que les noyaux médians ventraux ont plutôt des connexions hypothalamiques et préoptiques (notamment les noyaux réunien et submédiaire, mais également le noyau paraventriculaire) ; le noyau interventral a des connexions inconnues. Si l'on calcule le nombre de cellules médianes liées à l'hypothalamus et qu'on le compare à celui des cellules liées au striatum, on s'aperçoit que le premier lot est nettement plus grand que le second chez les Soricidae terrestres, les Tenrecinae, Talpinae et Chrysochloridae, légèrement plus grand chez les Macroscelididae et les Tupaiidae ; avec les espèces semi-aquatiques, la différence est plus faible encore, et s'inverse chez *Potamogale*. Enfin, avec *Galago*, les cellules centrales et intermédiaires représentent le double du nombre de cellules liées à l'hypothalamus. L'évolution du groupe médian semble donc la suivante : régression ou stagnation des noyaux à connexions hypothalamiques, maintien ou progression des noyaux à connexions striées.

E) THALAMUS, GROUPE DORSAL

Le groupe dorsal appartient à l'ensemble latéral limité par la lame médullaire externe, et séparé du groupe médial par la lame médullaire interne (noyau central latéral et noyau paracentral). Cet ensemble comprend des noyaux qui reçoivent des afférences extérieures au diencephale, les noyaux ventraux, et des noyaux considérés comme associatifs, les noyaux dorsaux. Les uns comme les autres font l'objet d'une extrême confusion de nomenclature, au point qu'il est souvent impossible d'identifier les noyaux

(13) En ce qui concerne le noyau central médian, se reporter à Albe-Fessard et Massion (1959).

décrits par divers auteurs chez des espèces éloignées des Insectivores. Les listes synonymiques données sont donc réduites, et il faut considérer certaines identifications comme hypothétiques.

NUCLEUS DORSALIS SUPERFICIALIS (Dsf)

Ce noyau, décrit chez l'Homme par Hassler (1959), n'est pas constant chez les Insectivores, et ne peut être identifié à coup sûr ; il est de petite taille, et a été inclus au noyau dorsal oral pour les analyses quantitatives. Synonymes :

- Nucleus dorsalis posterior A : Grünthal, 1934.
- Nucleus lateralis dorsalis : Crouch, 1934 a ; Krieg, 1948 ; Heiner, 1960.
- Nucleus lateralis, pars anterior : Atlas et Ingram, 1937 a.
- Nucleus dorsalis superficialis : Hassler, 1959 ; Bauchot, 1959.

NUCLEUS DORSALIS ORALIS (Do)

De nombreux auteurs ont considéré le groupe dorsal dans son ensemble, sans chercher à le subdiviser :

- Nucleus lateralis : Livini, 1907 ; Sachs, 1909 ; Leblanc, 1928 ; Le Gros Clark, 1932 a ; Chu, 1932 a ; J. Rose, 1942 ; A. Hess, 1955.
- Nucleus communis, pars dorsolateralis : Neiding, 1911.
- Noyau postérieur : Glorieux, 1929.
- Nucleus dorsolateralis : Wahren, 1957.

Les autres auteurs ont subdivisé ce groupe, le plus souvent orocaudalement, en deux ou trois portions. Les synonymies avec le noyau dorsal oral sont :

- Nucleus lateralis Ba : Mann, 1905.
- Nucleus lateralis, pars anterior : Rioch, 1929 ; Aronson et Papez, 1934 ; Suzuki, 1936 ; Bodian, 1939 ; Krieg, 1948 ; Jimenez-Castellanos, 1949 ; Sloane, 1951.
- Nucleus lateralis A : Le Gros Clark, 1929 a et 1930 ; Goldby, 1941.
- Nucleus lateralis anterior : Papez, 1932 ; Sawyer et coll., 1954.

- Nucleus lateralis anteromedialis + N. lateralis anterolateralis : Crouch, 1934 a.
- Nucleus lateralis dorsalis : M. Rose, 1935 ; Solnitzky, 1938 ; Walker, 1938 b et d ; Iso, 1941 ; Mayeda, 1941 ; Sheps, 1945 ; Toncray et Krieg, 1946 ; Kuhlenbeck, 1951 ; Olszewski, 1952 ; Dekaban, 1953.
- Nucleus lateralis, pars intermedia : Atlas et Ingram, 1937 a.
- Nucleus lateralis dorsalis anterior : Arai, 1949.
- Nucleus dorso-oralis : Hassler, 1959.

Les résultats de l'analyse quantitative sont donnés dans le tableau n° 28.

Les cellules du noyau dorsal oral ont des tailles extrêmes de 6 et 20 μ , et des moyennes spécifiques variant de 9,24 μ (*S. minutus*) à 14,12 μ (*Potamogale*). Les densités cellulaires varient entre 2.620 cellules par mm² (*S. minutus*) et 390 cellules (*Erinaceus*), et l'encombrement cellulaire passe de 24,9 % chez *C. russula* à 6,2 % chez *Erinaceus*. Le nombre de cellules enfin va de 3.100 chez *Setifer* à 44.000 chez *Elephantulus*.

Les cellules sont globuleuses ou piriformes, avec un, rarement deux prolongements visibles, coniques au départ de la cellule, et rapidement très fins ; le caryon est ovale ou triangulaire, clair, avec un nucléole assez gros ; le cytoplasme sombre, uniformément coloré, enveloppe le caryon aux trois quarts. Les cellules sont groupées en petits paquets éloignés les uns des autres (Fig. 69 a ; *Setifer*).

NUCLEUS DORSALIS INTERMEDIUS (Dim)

Ce noyau n'a pas toujours été distingué du noyau dorsal caudal ; sa situation relativement ventrale l'a fait considérer parfois comme un représentant du groupe ventral. Synonymes :

- Nucleus lateralis B b : Mann, 1905.
- Nucleus lateralis, pars intermedia : Rioch, 1929 ; Aronson et Papez, 1934 ; Suzuki, 1936 ; Bodian, 1939 ; Sloane, 1951.
- Nucleus lateralis, pars posterior : Rioch, 1929 ; Atlas et Ingram, 1937 a ; Jimenez-Castellanos, 1949 ; Sloane, 1951.
- Nucleus lateralis B : Le Gros Clark, 1929 a et 1930 ; Goldby, 1941.

Tableau N° 29. Noyau dorsal intermédiaire.

	Soricidae terrestres	Insectiv. terrestres	Ensemble des Insectivores
Volume nucl. Ecart-type	0,1526	0,5603	0,5767
Coeff. corrélation	0,9895	0,9676	0,8501
Constante d'équilibre	0,540	0,682	0,743
Taille cell. Ecart-type	0,0372	0,0682	0,0562
Coeff. corrélation	0,3101	0,7677	0,7357
Constante d'équilibre	-0,041	0,066	0,063
Densité cell. Ecart-type	0,1647	0,4643	0,3912
Coeff. corrélation	0,4659	0,9534	0,8178
Constante d'équilibre	-0,274	-0,556	-0,485

Indices de relation "Volume / Ps":

Te: 64	Cr: 68	Co: 69	Sm: 73	Sa: 75	Ne: 108	Se: 119
Ta: 154	El: 162	Ct: 173	Er: 174	Po: 175	Gm: 214	Cc: 233
Rh: 280	Tu: 573	Gg: 1048				

Indices de relation "Taille cellulaire / Ps":

Co: 84	Te: 89	El: 91	Tu: 92	Sa: 98	Gm: 100	Sm: 100
Se: 101	Ta: 101	Rh: 102	Ne: 110	Er: 110	Po: 114	Cr: 114
Gg: 119	Ct: 127	Cc: 130				

Indices de relation "Densité cellulaire cubique / Ps":

Ct: 22	Cc: 28	Ta: 66	Sa: 68	Er: 73	Ne: 74	Cr: 77
Gg: 81	Po: 99	Te: 106	Se: 110	Gm: 116	El: 122	Rh: 125
Sm: 125	Tu: 148	Co: 174				

Tableau N° 30. Taille cellulaire des noyaux dorsaux.

Pour une taille cellulaire Do = 100
 Taille de Dim Taille de Dc

<u>S. minutus</u>	99	80
<u>S. araneus</u>	94	92
<u>C. russula</u>	101	74
<u>C. occidentalis</u>	96	76
<u>Talpa</u>	102	86
<u>Setifer</u>	103	116
<u>Tenrec</u>	100	91
<u>Erinaceus</u>	113	96
<u>Neomys</u>	103	71
<u>Chlorotalpa</u>	97	81
<u>Chrysochloris</u>	107	78
<u>Galemys</u>	83	73
<u>Elephantulus</u>	98	117
<u>Galago</u>	100	99
<u>Tupaia</u>	87	92
<u>Rhynchocyon</u>	92	80
<u>Potamogale</u>	103	99

- Nucleus lateralis posterior : Crouch, 1934 a ; Solnitzky, 1938 ; Walker, 1938 b et d ; Sheps, 1945 ; Kuhlenbeck, 1951 ; Olszewski, 1952 ; Dekaban, 1953 ; Sawyer et coll., 1954 ; Eidelberg et Saldias, 1960.
- Nucleus angularis : M. Rose, 1935.
- Nucleus lateralis ventralis : M. Rose, 1935 ; Mayeda, 1941.
- Nucleus posterior : M. Rose, 1935 ; J. Rose, 1942.
- Nucleus mediolateralis : Iso, 1941.
- Nucleus lateralis dorsalis anterior + N. lateralis dorsalis posterior : Arai, 1949.
- Nucleus dorso-intermedius : Hassler, 1959.

Les résultats de l'analyse quantitative sont donnés dans le tableau n° 29.

Les cellules du noyau dorsal intermédiaire ont pour tailles extrêmes 6 et 18 μ , les moyennes variant de 8,68 μ (*C. occidentalis*) à 14,53 μ (*Potamogale*) ; cette taille est donc du même ordre de grandeur que celle des cellules dorsales orales. Suivant les espèces, les cellules du noyau dorsal intermédiaire sont un peu plus grandes, du même ordre de grandeur, ou un peu plus petites que celles du noyau dorsal oral, comme le montre le tableau n° 30.

Les densités cellulaires sont un peu plus faibles que celles du noyau dorsal oral : 3.030 cellules par mm² chez *S. minutus* à 340 cellules chez *Erinaceus*. L'encombrement cellulaire se situe entre 25,4 % chez *S. minutus* et 6,0 % chez *Tenrec*. Le nombre de cellules est supérieur à celui du noyau dorsal oral : 3.400 cellules chez *Chlorotalpa* à 79.000 chez *Tupaia*.

Les cellules sont en tous points semblables à celles du noyau dorsal oral, mais plus uniformément réparties (Fig. 69 b ; *Tupaia*).

NUCLEUS DORSALIS CAUDALIS (Dc)

Dans la description du diencephale de *Galago*, l'homologie de ce noyau avec le pulvinar (qui prend une grande extension chez les Primates) a été discutée et admise. Synonymes :

- Nucleus lateralis B c : Mann, 1905.
- Pulvinar : Ramon y Cajal, 1909 ; Rioch, 1929 ; Aronson et Papez, 1934 ; Crouch, 1934 a ; Atlas et Ingram, 1937 a ; Sol-

- nitzky, 1938 ; J. Rose, 1942 ; Sheps, 1945 ; Toncray et Krieg, 1946 ; Krieg, 1948 ; Jimenez-Castellanos, 1949 ; Kuhlenbeck, 1951 ; Sloane, 1951 ; Kruger, 1959.
- Nucleus lateralis, pars posterior : Le Gros Clark, 1929 a, 1930 et 1932 a ; Chu, 1932 a ; Papez, 1932 ; Aronson et Papez, 1934 ; Suzuki, 1936 ; Bodian, 1939 ; Holmes, 1953.
 - Nucleus dorsalis posterior B : Grünthal, 1934.
 - Nucleus pulvinaris : Walker, 1938 b et d ; Olszewski, 1952 ; Dekaban, 1953 ; Sawyer et coll. 1954 ; Eidelberg et Saldias, 1960.
 - Nucleus lateralis dorsalis : Iso, 1941.
 - Nucleus lateralis dorsalis posterior : Kuhlenbeck et Miller, 1942.
 - Nucleus posterior : J. Rose, 1942.
 - Nucleus posterior lateralis : Arai, 1949.
 - Nucleus dorso-caudalis : Hassler, 1959.

Les résultats de l'analyse quantitative sont donnés dans le tableau n° 31.

Comme le montre clairement le tableau n° 30, si la taille cellulaire dans les noyaux dorsaux oral et intermédiaire est du même ordre de grandeur, par contre, celle du noyau dorsal caudal est presque toujours inférieure ; les tailles extrêmes sont de 6 et de 22 μ , les moyennes variant de 7,32 μ (*C. occidentalis*) à 13,93 μ (*Potamogale*). Les densités cellulaires sont généralement un peu supérieures à celles des autres noyaux dorsaux : 3.860 cellules par mm² chez *S. minutus* à 530 cellules chez *Potamogale* ; l'encombrement par contre est comparable : 22,2 % chez *S. araneus* à 6,1 % chez *Rhynchocyon*. Le nombre de cellules varie dans des proportions énormes : 1.100 cellules chez *C. russula*, 141.000 chez *Galago*.

Les cellules sont très voisines de celles des autres noyaux dorsaux, même chez *Tupaia* et *Galago* ; le caryon semble toutefois plus gros, et le cytoplasme périphérique est limité à une mince couche parsemée de grains de Nissl. Les cellules sont assez uniformément réparties (Fig. 69 c ; *Setifer*).

DISCUSSION

Les trois principaux noyaux dorsaux montrent une augmentation de volume indéniable quand on suit la lignée phylogéné-

tique Insectivores-Primates. L'étude de la relation « Volume du groupe dorsal par rapport au poids somatique » fournit des indices particulièrement instructifs (Fig. 29) :

Sm : 62	Te : 70	Se : 78	Co : 82	Cr : 84	Sa : 85	Ne : 137
Er : 153	Ct : 155	Ta : 186	Cc : 219	Po : 249	El : 259	Rh : 309
Gm : 353	Tu : 829	Gg : 1332				

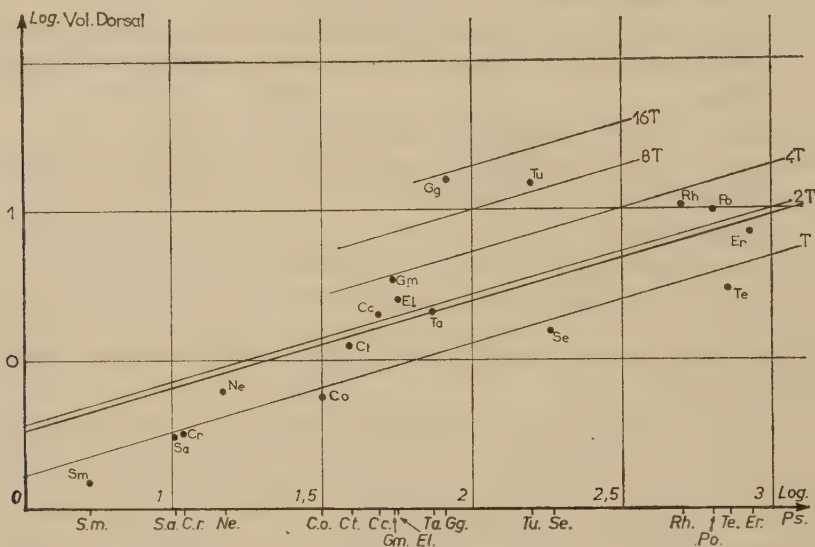


Fig. 29. — Relation « Volume des noyaux dorsaux / Poids somatique ». Coordonnées logarithmiques.

Le nombre de cellules constituant le groupe dorsal fournit des résultats comparables (10^{-3}) :

Ct : 9	Sa : 13	Sm : 14	Cr : 15	Se : 18	Ta : 20	Cc : 22
Te : 23	Co : 26	Ne : 26	Er : 35	Gm : 44	El : 66	Po : 66
Rh : 70	Tu : 227	Gg : 249				

Non seulement l'ordre des indices de relation : Tenrecinae — Crocidurinae — Soricinae — Erinaceidae — Chrysochloridae — Talpidae — Macroscelididae — Tupaiidae — Galagidae est conforme à la phylogénèse, mais il situe également les espèces semi-aquatiques après leur correspondant terrestre (le volume aussi bien que le nombre de cellules doublent de l'une à l'autre). On peut donc légitimement tenir le groupe dorsal pour un « indicateur du degré d'évolution », et déduire des places relatives de

Tupaia, *Galago* et des Macroscelididae, que la première espèce se rapproche davantage des Lémuriens que des Insectivores les plus évolués.

Tupaia et *Galago*, de poids somatique voisin, ont des valeurs globales, concernant le groupe dorsal, tout à fait comparables ; comme, dans ces deux espèces, la masse principale du groupe est constituée par le noyau dorsal caudal (60 % environ, pour un pourcentage moyen de 38 % chez les Insectivores), c'est là un argument supplémentaire pour homologuer le noyau dorsal caudal de *Tupaia* au pulvinar de *Galago* ⁽¹⁴⁾.

Les trois noyaux dorsaux n'ont pas une évolution parallèle chez les Insectivores ; il existe une certaine dysharmonie de croissance phylogénétique qui est en accord avec la théorie de Mayeda (1941), suivant laquelle le noyau dorsal oral, phylogénétiquement plus ancien, régresserait au profit du noyau dorsal intermédiaire, quand on suit la lignée évolutive. S'il n'y a pas de régression véritable, la comparaison des indices de relation « Volume par rapport au poids somatique » est néanmoins concluante :

	<i>Erinaceus</i>	<i>Tupaia</i>	<i>Galago</i>
Noyau dorsal oral	70	277	292
Noyau dorsal intermédiaire	174	573	1048
Noyau dorsal caudal	279	2711	4346

et permet de constater que le noyau dorsal intermédiaire, et plus encore le noyau dorsal caudal ont un taux de croissance sans commune mesure avec celui du noyau dorsal oral.

Les différences de taille cellulaire sont très variables, d'une espèce à l'autre, entre les noyaux dorsaux oral et intermédiaire ; seul le noyau dorsal caudal, à deux exceptions près, a des cellules vraiment plus petites ; les caractères histologiques des trois noyaux sont toutefois très proches, et en font de simples différenciations d'un ensemble assez homogène.

En ce qui concerne les fonctions des noyaux dorsaux, de nombreux auteurs, dont Gurdjian (1927), Chu (1932), Papez (1932), Le Gros Clark (1930 et 1932 a), ont attribué au noyau dorsal caudal un rôle optique (réception de fibres optiques directement ou après relais dans le ganglion géniculé latéral), tandis que d'autres (notamment Bodian, 1940) démontraient le contraire. Chez

(14) Quelques auteurs (par exemple Mayeda, 1941) cherchent comme équivalent du pulvinar chez les espèces primitives, non le noyau dorsal caudal, mais le noyau postérieur ou le noyau supragéniculé

l'Homme, Hassler (1959) attribue au pulvinar des projections sur le lobe pariétal postérieur, le lobe occipital antérieur et le lobe temporal (aires corticales responsables de la lecture et de la parole). Le pulvinar reçoit à la fois des fibres optiques et acoustiques, et est considéré comme le centre thalamique d'intégration audio-visuelle. Cette fonction est-elle déjà effective chez les Insectivores ? Parmi les espèces à ganglion géniculé latéral de grande taille (*Macroscelididae* et *Lémuriens*), seuls ces derniers ont également un noyau dorsal caudal de grande taille ; parmi les espèces à ganglion géniculé latéral très réduit (*Talpidae*, *Soricinae*, *Tenrec*), seuls les *Soricinae* ont un noyau dorsal caudal de petite taille. De même, parmi les espèces à très gros ganglion géniculé médial (*Galago*, *Rhynchocyon*, *Potamogale*, *Tupaia* et enfin *Galemys*), aucun des Insectivores sensu stricto n'a un noyau dorsal caudal spécialement développé, et celles dont le ganglion géniculé médial est minimum (*Tenrecinae*) ont un noyau dorsal caudal de taille normale. Chez les Insectivores donc, le développement du noyau dorsal caudal n'est pas lié, de façon stricte, à celui des ganglions géniculés.

Chez les *Lémuriens* toutefois, chez lesquels le ganglion géniculé est laminé, donc à un degré fonctionnel plus élevé, le noyau dorsal caudal est bien plus développé. Le fort développement du pulvinar chez les *Primates* s'explique donc, pour une grande part, par l'amélioration de la vision, pour une part probablement plus réduite, par l'amélioration de l'audition, mais il est à peu près certain que ces afférences ne sont pas les seules à parvenir à ce noyau.

F) THALAMUS, GROUPE VENTRAL

C'est la portion de l'ensemble latéral comprise entre la lame médullaire externe, le noyau paracentral et les noyaux dorsaux ; elle reçoit les fibres issues des niveaux cérébraux postérieurs, à l'exclusion du *lemniscus latéral*, qui parvient à une portion spécialisée du groupe ventral, le ganglion géniculé médial. Les principaux faisceaux afférents sont le *lemniscus médial*, le *lemniscus trigéminale*, le faisceau spinothalamique, le faisceau dentothalamique et le tractus gustatif. Dans la région antérieure (noyau ventral oral), il est difficile de savoir s'il parvient encore des fibres d'origine cérébelleuses, ou si les seules afférences sont striées.

Citons d'abord les auteurs qui ont considéré les noyaux ventraux dans leur ensemble, sans y chercher une subdivision systématique :

- Medialer Kern : Ganser, 1882.
- Nucleus ventralis (Meynert) : Mann, 1905 ; Livini, 1907 ; Sachs, 1909 ; Le Gros Clark, 1929 a ; Mayeda, 1941.
- Noyau sensitif : Ramon y Cajal, 1909.
- Nucleus magnocellularis : Malone, 1910.
- Nucleus communis, pars ventralis : Neiding, 1911.

NUCLEUS VENTRALIS ORALIS (Vo)

Ce noyau se subdivise en trois segments : latéral (Vo l), intermédiaire (Vo im) et médial (Vo m). Synonymies :

- Noyau latéral : Glorieux, 1929.
- Nucleus ventralis, pars anterior : Rioch, 1929 ; Le Gros Clark, 1932 a ; Aronson et Papez, 1934 ; Suzuki, 1936 ; Atlas et Ingram, 1937 a ; Bodian, 1939 ; Iso, 1941 ; Krieg, 1948 ; Jimenez-Castellanos, 1949 ; Sloane, 1951.
- Nucleus ventralis anterior : Le Gros Clark, 1930 ; Solnitzky, 1938 ; Walker, 1938 b et d ; Goldby, 1941 ; J. Rose, 1942 ; Sheps, 1945 ; Kuhlenbeck, 1951 ; Olszewski, 1952 ; Campbell et Ryzen, 1953 ; Dekaban, 1953 ; Powell et Cowan, 1954 ; Sawyer et coll., 1954 ; Eidelberg et Saldias, 1960.
- Nucleus ventralis lateralis : Papez, 1932.
- Nucleus ventralis anterolateralis + N. ventralis anteromedialis : Crouch, 1934 a.
- Nucleus ventro-oralis : Hassler, 1959.

La *pars lateralis* du noyau ventral oral a reçu les appellations suivantes :

- Nucleus ventralis, pars lateralis : Chu, 1932 a ; Aronson et Papez, 1934.
- Nucleus ventrolateralis : M. Rose, 1935.
- Noyau ventral externe : Gerebtzoff, 1940 b.
- Ventrale orale externum : Vogt et Vogt, 1941.
- Nucleus ventralis, pars anterior lateralis : Arai, 1949.
- Nucleus ventralis lateralis : A. Hess, 1955.

Tableau N° 31. Noyau dorsal caudal.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Volume nucl.</u> Ecart-type	0,2879	0,7324	0,8097
Coeff. corrélation	0,9430	0,9819	0,7756
Constante d'équilibre	0,970	0,904	0,952
<u>Taille cell.</u> Ecart-type	0,0405	0,0911	0,0884
Coeff. corrélation	0,1677	0,7911	0,7347
Constante d'équilibre	-0,024	0,091	0,098
<u>Densité cell.</u> Ecart-type	0,1398	0,4632	0,4308
Coeff. corrélation	0,4926	0,9260	0,8709
Constante d'équilibre	-0,246	-0,539	-0,568

Indices de relation "Volume / Ps":

Cr: 31	Sm: 35	Ne: 38	Sa: 56	Co: 70	Se: 90	Ct: 105
Te: 110	Ta: 128	Po: 150	Rh: 155	Cc: 163	Gm: 170	El: 252
Er: 279	Tu: 2711	Gg: 4346				

Indices de relation "Taille cellulaire / Ps":

Co: 80	Ne: 87	Sm: 92	Te: 93	Cr: 95	Ta: 98	Gm: 100
Rh: 101	Cc: 107	Er: 107	Sa: 110	Tu: 111	Ct: 121	Po: 124
El: 124	Se: 129	Gg: 134				

Indices de relation "Densité cellulaire cubique / Ps":

El: 32	Ct: 36	Gg: 49	Ta: 49	Gm: 56	Se: 58	Rh: 61
Cr: 71	Po: 78	Cc: 92	Sa: 93	Tu: 99	Er: 108	Sm: 116
Te: 128	Ne: 175	Co: 178				

Tableau N° 32. Noyau ventral oral.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Volume nucl.</u> Ecart-type	0,1927	0,5102	0,4932
Coeff. corrélation	0,8814	0,8619	0,7701
Constante d'équilibre	0,607	0,553	0,576
<u>Taille cell.</u> Ecart-type	0,0378	0,0533	0,0581
Coeff. corrélation	0,0698	0,8572	0,7872
Constante d'équilibre	0,009	0,057	0,069
<u>Densité cell.</u> Ecart-type	0,1946	0,4178	0,4158
Coeff. corrélation	0,7260	0,9239	0,9012
Constante d'équilibre	-0,504	-0,485	-0,568

Indices de relation "Volume / Ps":

Te: 37	Sm: 53	Co: 61	Se: 66	El: 71	Rh: 77	Sa: 84
Er: 86	Cr: 87	Ne: 99	Po: 115	Cc: 123	Ct: 166	Tu: 315
Ta: 326	Gm: 373	Gg: 466				

Indices de relation "Taille cellulaire / Ps":

Co: 89	Te: 91	Sm: 96	Er: 101	Se: 101	El: 103	Ta: 103
Cr: 103	Rh: 105	Tu: 105	Ne: 105	Gm: 107	Sa: 115	Ct: 121
Cc: 122	Gg: 124	Po: 128				

Indices de relation "Densité cellulaire cubique / Ps":

Cc: 39	Ct: 39	Po: 40	Rh: 40	Ta: 50	Gg: 60	Tu: 64
Sa: 67	Cr: 69	Gm: 89	Er: 91	Se: 91	El: 99	Ne: 109
Co: 122	Sm: 131	Te: 176				

La *pars intermedia* a reçu les appellations suivantes :

- Nucleus ventralis, pars ventralis : Aronson et Papez, 1934.
- Nucleus ventromedialis anterior : M. Rose, 1935.
- Noyau ventral intermédiaire : Gerebtzoff, 1940 b.
- Nucleus ventralis, pars anterior medialis : Arai, 1949.
- Nucleus ventralis dorsalis medialis : A. Hess, 1955.

La *pars medialis* a reçu les appellations suivantes :

- Nucleus submedius : Papez, 1932.
- Nucleus ventralis, pars medialis : Chu, 1932 a ; Atlas et Ingram, 1937 a.
- Nucleus commissuralis interventralis anterior : Bodian, 1939.
- Noyau ventral interne : Gerebtzoff, 1940 b.
- Ventrale orale internum : Vogt et Vogt, 1941.
- Nucleus ventralis medialis parvocellularis : Krieg, 1944.
- Nucleus reuniens : Holmes, 1953.
- Nucleus rhomboidalis : A. Hess, 1955.
- Nucleus ventro-oralis medialis : Hassler, 1959.

Les résultats de l'analyse quantitative sont donnés dans le tableau n° 32.

La taille des cellules du noyau ventral oral varie de 6 à 21 μ — moyenne : de 8,79 μ (*S. minutus*) à 16,43 μ (*Potamogale*) — ; ces cellules sont légèrement plus grandes que les plus grandes cellules du groupe dorsal, et du même ordre de grandeur que les cellules du groupe médial antérieur (parataeniales et médiales) ; les densités cellulaires sont maximum chez *S. minutus* (3.950 cellules par mm²), minimum chez *Potamogale* (360 cellules), donc comparables à celles des noyaux dorsaux ; les encombrements cellulaires varient de 30,4 % chez *S. minutus* à 6,7 % chez *Rhynchocyon*. Le nombre de cellules passe de 12.000 chez *Chrysochloris* à 75.000 chez *Galemys*.

Les cellules sont globuleuses ou fusiformes, très peu affectées dans leur forme par le départ de deux, plus rarement trois prolongements très fins ; le caryon très clair, ovoïde, renferme un gros nucléole ; le cytoplasme périphérique, assez uniformément coloré, forme une mince coque péricaryale. Les cellules sont groupées en petits amas bien distincts séparés les uns des autres par des passages de fibres assez denses ; au sein de chaque amas, les

cellules sont assez régulièrement dispersées (Fig. 69 d ; *Elephantulus*).

NUCLEUS VENTRALIS INTERMEDIUS (Vim)

Les synonymies sont les suivantes :

- Noyau triangulaire : Ramon y Cajal, 1909.
- Nucleus ventralis, pars medialis : Rioch, 1929 ; Chu, 1932 a ; Sloane, 1951.
- Nucleus ventralis anterior : Le Gros Clark, 1930 ; Iso, 1941.
- Nucleus ventralis, pars lateralis : Chu, 1932 a ; Aronson et Papez, 1934.
- Nucleus ventralis lateralis : Papez, 1932 ; Solnitzky, 1938 ; Walker, 1938 b et d ; Sheps, 1945 ; Jimenez-Castellanos, 1949 ; Kuhlenbeck, 1951 ; Dekaban, 1953 ; Sawyer et coll., 1954.
- Nucleus ventralis intermedius : Crouch, 1934 a ; Walker, 1938 ; Goldby, 1941 ; Bauchot, 1959.
- Nucleus ventromedialis intermedius : M. Rose, 1935.
- Nucleus ventralis, pars anterior : Suzuki, 1936.
- Nucleus ventralis, pars principalis : Bodian, 1939.
- Ventrale intermedium : Vogt et Vogt, 1941.
- Nucleus ventralis, pars anterior medialis : Arai, 1949.
- Nucleus ventralis dorsalis medialis : A. Hess, 1955.
- Nucleus ventro-intermedius : Hassler, 1959.

Les résultats de l'analyse quantitative sont donnés dans le tableau n° 33.

Les cellules du noyau ventral intermédiaire varient en taille de 8 à 18 μ — moyennes spécifiques : de 9,31 μ (*C. russula*) à 14,26 μ (*Chlorotalpa*) — ; et en densité cellulaire, de 4.000 cellules par mm² (*S. minutus*) à 390 cellules (*Tenrec*). L'encombrement cellulaire est maximum chez *S. minutus* : 45,2 % et minimum chez *Erinaceus* : 6,8 %. Ni la taille, ni la densité cellulaires ne différencient nettement le noyau ventral intermédiaire du noyau ventral oral, mais les tailles cellulaires sont moins étalées, et les cellules plus régulièrement réparties, si bien qu'on délimite assez facilement, dans la plupart des espèces, ces deux noyaux. De nombreux auteurs, cependant, ne les ont pas distingués, et ont considéré l'ensemble comme noyau ventral antérieur. Le nombre de cel-

lules varie dans des proportions importantes : de 2.200 cellules chez *C. occidentalis*, *Tenrec* et *Chlorotalpa* à 31.000 chez *Galago*.

Les cellules sont assez voisines de celles du noyau ventral oral, mais à prolongements bien moins visibles, et à cytoplasme péri-caryal plus épais et uniformément coloré. Les cellules sont réparties de façon uniforme (Fig. 69 e ; *Galago*).

NUCLEUS VENTRALIS CAUDALIS (Vc)

Les synonymies de ce noyau sont difficiles à préciser, car certains auteurs ont associé le noyau ventral caudal aux noyaux ventraux antérieurs, ou bien la subdivision médiolatérale a été diversement appréciée suivant les espèces. Chez les Insectivores, la portion médiale est nettement différente du reste, et a été isolée sous le nom de N. ventralis medialis. Synonymes :

- Noyau ventral externe : Glorieux, 1929.
- Nucleus ventralis posterolateralis : Le Gros Clark, 1929 a et 1930 ; Crouch, 1934 a ; Kuhlenbeck, 1951 ; Sawyer et coll., 1954.
- Nucleus ventralis lateralis : Papez, 1932 ; A. Hess, 1955.
- Nucleus ventralis posteroinferior : Crouch, 1934 a ; Krieg, 1948.
- Nucleus ventrobasalis : M. Rose, 1935.
- Nucleus ventrolateralis : Suzuki, 1936 ; Shintani, 1959.
- Nucleus ventralis posterior : Solnitzky, 1938 ; Walker, 1948 b et d ; Goldby, 1941 ; Dekaban, 1953.
- Nucleus ventralis, pars principalis : Bodian, 1939.
- Ventrale caudale : Vogt et Vogt, 1941.
- Nucleus ventralis, pars posterior lateralis : Iso, 1941.
- Nucleus ventralis posterior lateralis : Sheps, 1945 ; Krieg, 1948 ; Heiner, 1960.
- Nucleus ventralis posteromedialis : Campbell et Ryzen, 1953.
- Nucleus ventro-caudalis externus : Hassler, 1959.

La *pars lateralis* a été appelée :

- Nucleus ventralis, pars externa : Rioch, 1929 ; Le Gros Clark, 1932 a ; Sloane, 1951.
- Nucleus ventralis, pars lateralis : Chu, 1932 a ; Aronson et Papez, 1934 ; Atlas et Ingram, 1937 a.

Tableau N° 33. Noyau ventral intermédiaire.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Volume nucl.</u> Ecart-type	0,0894	0,4079	0,4833
Coeff. corrélation	0,2243	0,9001	0,7728
Constante d'équilibre	-0,072	0,462	0,566
<u>Taille cell.</u> Ecart-type	0,0111	0,0391	0,0555
Coeff. corrélation	0,2666	0,8507	0,5479
Constante d'équilibre	-0,011	0,042	0,046
<u>Densité cell.</u> Ecart-type	0,2731	0,4704	0,3850
Coeff. corrélation	0,8200	0,9561	0,8315
Constante d'équilibre	-0,800	-0,565	-0,485

Indices de relation "Volume / Ps":

Co: 46	Te: 52	Se: 60	Er: 96	Cr: 99	Cc: 120	El: 132
Po: 133	Sm: 137	Sa: 149	Ta: 162	Ne: 168	Ct: 172	Gm: 257
Rh: 318	Tu: 400	Gg: 756				

Indices de relation "Taille cellulaire / Ps":

Er: 89	Se: 92	Cr: 95	Ta: 98	Co: 99	Te: 102	Gm: 105
Po: 106	Tu: 109	Sa: 109	Rh: 112	Ne: 112	Sm: 115	Gg: 121
El: 124	Cc: 129	Ct: 134				

Indices de relation "Densité cellulaire cubique / Ps":

Ct: 26	El: 38	Ne: 48	Tu: 49	Cc: 55	Cr: 59	Rh: 68
Gm: 69	Ta: 72	Te: 78	Gg: 81	Se: 91	Sa: 95	Co: 100
Fr: 124	Sm: 181	Po: 191				

Tableau N° 34. Noyau ventral caudal.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Volume nucl.</u> Ecart-type	0,2408	0,5597	0,6295
Coeff. corrélation	0,9782	0,9310	0,8622
Constante d'équilibre	0,842	0,655	0,822
<u>Taille cell.</u> Ecart-type	0,0040	0,0678	0,0664
Coeff. corrélation	0,7175	0,9320	0,6319
Constante d'équilibre	-0,001	0,079	0,064
<u>Densité cell.</u> Ecart-type	0,1971	0,4486	0,4053
Coeff. corrélation	0,1046	0,9214	0,7469
Constante d'équilibre	-0,074	-0,519	-0,459

Indices de relation "Volume / Ps":

Te: 40	Cc: 54	Ne: 54	Ct: 55	Sm: 60	Sa: 61	Cr: 85
Co: 95	Se: 107	El: 154	Ta: 163	Er: 190	Gm: 249	Rh: 316
Tu: 346	Po: 372	Gg: 668				

Indices de relation "Taille cellulaire / Ps":

Co: 90	Ta: 95	Te: 98	Cr: 98	Sa: 99	Tu: 102	Sm: 103
Rh: 105	Po: 107	El: 107	Er: 107	Se: 109	Gg: 111	Ne: 119
Cc: 121	Ct: 141	Gm: 142				

Indices de relation "Densité cellulaire cubique / Ps":

Ct: 13	Cc: 24	Gm: 36	Cr: 42	Er: 73	Tu: 75	El: 79
Gg: 81	Se: 82	Ne: 83	Sm: 93	Ta: 99	Sa: 100	Rh: 103
Po: 109	Te: 116	Co: 193				

- Nucleus ventralis, pars posterolateralis : Arai, 1959 ; Jimenez-Castellanos, 1949.

La *pars medialis* a été appelée :

- Nucleus ventralis, pars arcuata : Rioch, 1929 ; Le Gros Clark, 1932 a ; Aronson et Papez, 1934 ; Suzuki, 1936 ; Sloane, 1951.
- Nucleus ventralis, pars posteromedialis : Arai, 1949 ; Jimenez-Castellanos, 1949.

Les résultats de l'analyse quantitative sont donnés dans le tableau n° 34.

Les cellules du noyau ventral caudal ont pour tailles extrêmes 7,5 et 22 μ , les moyennes spécifiques variant de 9,73 μ (*C. occidentalis*) à 16,00 μ (*Galemys*). La densité cellulaire est un peu plus faible que celle des noyaux ventraux oral ou intermédiaire : 2.480 cellules par mm² chez *S. minutus* à 320 cellules chez *Chlorotalpa* ; l'encombrement cellulaire varie de 24,3 % (*S. minutus*) à 7,3 % (*Erinaceus*). Le nombre de cellules est minimum chez *Chrysochloris* : 1.900 cellules, maximum chez *Galago* : 81.000 cellules. Les différences sont considérables, mais correspondent certainement à une amélioration notable de l'analyse des afférences somesthésiques.

Les cellules sont voisines de celles des autres noyaux ventraux, avec des prolongements très peu visibles ; le cytoplasme est assez épais, et comporte des granulations nettes sur un fond plus clair ; le caryon est sphérique, clair, avec un gros nucléole. Les cellules sont disposées assez uniformément (Fig. 69 f ; *Setifer*).

NUCLEUS VENTRALIS MEDIALIS (Vm)

Bien que cette appellation ne soit pas très précise, puisqu'elle ne désigne que la portion caudale de la région médiale du groupe ventral, elle a l'avantage d'être assez courte, et a déjà été utilisée dans ce sens sous les variantes suivantes :

- Nucleus ventralis, pars medialis : Rioch, 1929 ; Chu, 1932 a ; Le Gros Clark, 1932 a ; Aronson et Papez, 1934 ; Suzuki, 1936 ; Bodian, 1939 ; Jimenez-Castellanos, 1949 ; Sloane, 1951.

- Nucleus ventralis medialis : Papez, 1932 ; Campbell et Ryzen, 1953 ; A. Hess, 1955 ; Bauchot, 1959.
- Nucleus ventralis medialis magnocellularis : Krieg, 1944.
- Nucleus ventromedialis : Shintani, 1959.

Les synonymes sont les suivants :

- Noyau semi-lunaire, ou foyer accessoire postérieur du noyau sensitif : Ramon y Cajal, 1909.
- Nucleus magnocellularis, pars arcuata : Malone, 1910.
- Noyau ventral interne : Glorieux, 1929.
- Nucleus ventralis posteromedialis : Le Gros Clark, 1929 a et 1930 ; Crouch, 1934 a ; Walker, 1938 b et d ; Kuhlenbeck, 1951 ; Dekaban, 1953 ; Sawyer et coll., 1954.
- Nucleus semi-lunaris : Grünthal, 1934.
- Nucleus ventromedialis posterior : M. Rose, 1935.
- Nucleus ventralis, pars arcuata : Atlas et Ingram, 1937 a.
- Nucleus ventralis posterior, pars posteroinferior : Solnitzky, 1938.
- Nucleus arcuatus : Gerebtzoff, 1940 b ; Krieg, 1948.
- Ventrale caudale mediocellulare : Vogt et Vogt, 1941.
- Nucleus ventralis, pars posterior medialis : Iso, 1941 ; Arai, 1949.
- Nucleus ventralis posterior, pars dorsomedialis : Goldby, 1941.
- Nucleus ventralis posterior medialis : Sheps, 1945 ; Olszewski, 1952 ; Heiner, 1960.
- Nucleus gelatinosus : Holmes, 1953.
- Nucleus ventro-caudalis internus : Hassler, 1959.

Les résultats de l'analyse quantitative sont donnés dans le tableau n° 35.

Les cellules du noyau ventral médial ont pour tailles extrêmes 7 et 17 μ , les moyennes spécifiques variant de 9,59 μ (*C. occidentalis*) à 14,09 μ (*Rhynchocyon*) ; elles sont donc plus petites que celles du noyau ventral caudal. La densité cellulaire est du même ordre de grandeur : 2.820 cellules par mm² chez *Neomys* à 360 cellules chez *Erinaceus*. L'encombrement cellulaire a ses bornes chez les mêmes espèces : 30,0 et 6,5 %. Le nombre de cellules est de 2.200 chez *Chlorotalpa*, de 17.000 chez *Elephantulus* ; les variations ne sont pas considérables, et ce résultat s'accorde avec l'hy-

pothèse suivant laquelle, chez les Insectivores, le noyau ventral médial recevrait les fibres gustatives.

La parenté des cellules du noyau ventral médial avec celles du noyau ventral caudal est très grande ; on note toutefois des prolongements (un, rarement deux par cellule) plus visibles, et une disposition cellulaire moins régulière (Fig. 70 a ; *Chlorotalpa*).

DISCUSSION

Chacune des quatre grandes subdivisions identifiées chez les Insectivores montre, dans les indices de relation « Volume nucléaire par rapport au poids somatique », des classements des

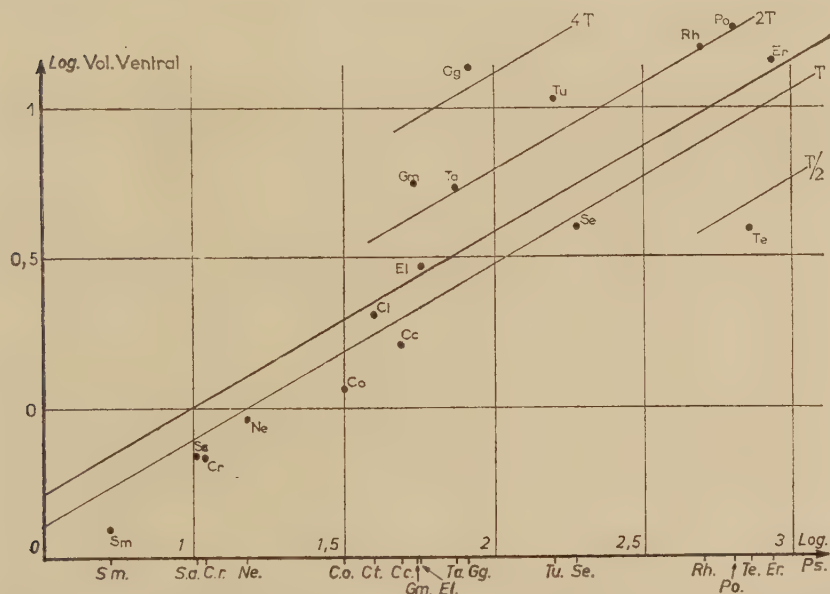


Fig. 30. — Relation « Volume des noyaux ventraux / Poids somatique ». Coordonnées logarithmiques.

espèces voisins de l'ordre phylogénétique. On retrouve un classement analogue d'après la relation « Volume du groupe ventral par rapport au poids somatique », ou d'après le nombre total de cellules des quatre noyaux ventraux.

Indices de relation « Volume du groupe ventral / Ps » (Fig. 30) :

Te : 41	Sm : 72	Co : 74	Cc : 81	Cr : 82	Sa : 86	Ne : 91
Se : 93	Ct : 115	El : 136	Er : 138	Rh : 208	Po : 209	Ta : 213
Gm : 256	Tu : 271	Gg : 517				

Nombre de cellules du groupe ventral (10^{-3}) :

Cc : 20	Ct : 21	Cr : 26	Te : 32	Sm : 37	Se : 41	Sa : 42
Ne : 49	El : 53	Co : 53	Er : 62	Ta : 72	Rh : 95	Po : 104
Gm : 105	Tu : 108	Gg : 190				

L'étude de ces deux classements montre que, si les espèces primitives se placent effectivement dans la première moitié, et les espèces évoluées dans la seconde, le groupe ventral ne donne pas, pour autant, une image fidèle du niveau général d'évolution des Insectivores. Deux faits, en particulier, ne sont pas conformes ; le premier tient à la place primitive des Macroscelididae, qui se situent dans ce classement au niveau du Hérisson et au-dessous des Talpidae ; le second, au fait que les espèces semi-aquatiques ne sont pas systématiquement favorisées par rapport aux espèces terrestres taxonomiquement voisines. En fait, dans ces classements, seul *Potamogale* a une situation privilégiée. Le groupe ventral n'a donc pas droit, comme le groupe dorsal, au titre d'« indicateur du degré d'évolution », c'est-à-dire qu'il ne suit pas de près les modifications volumétriques d'ensemble de l'encéphale. Les noyaux ventraux sont en effet surtout, à l'exclusion probable du noyau ventral oral, des centres récepteurs de la sensibilité tactile ⁽¹⁵⁾, et l'étude quantitative effectuée ne fournit que le degré de sensibilité tactile de l'espèce (comme le ganglion géniculé latéral indique par son volume le degré de vision, et le ganglion géniculé médial le degré d'audition). Le haut niveau atteint par *Potamogale* s'explique sans doute par la possession d'un organe de propulsion aquatique (queue aplatie) et par un fort développement de vibrisses qu'on ne retrouve pas dans les autres espèces semi-aquatiques. Par contre, la présence de piquants (Tenrecinae et Erinaceidae) ne se traduit pas par une plus grande taille des noyaux ventraux, ou même du noyau ventral caudal seul. La place relativement élevée occupée par *Talpa* ne s'explique pas non plus par son mode de vie souterrain, puisque les Chrysochloridae ne sont pas favorisés.

Une analyse plus poussée des noyaux ventraux nécessite la

⁽¹⁵⁾ Voir par exemple les travaux de Ranson et Ingram (1932), Chang et Ruch (1947), Berry, Karl et Hinsey (1950), et enfin Bowsher (1958).

comparaison, pour chaque espèce, des indices de relation de chaque noyau ventral à l'indice de relation du groupe dans son ensemble :

— Espèces chez lesquelles le noyau ventral oral est :	très grand	<i>Talpa, Galemys.</i>
	très petit	<i>Rhynchocyon, Elephantulus, Potamogale, Erinaceus.</i>
— Espèces chez lesquelles le noyau ventral intermédiaire est :	très grand	<i>S. minutus, S. araneus, Neomys.</i>
	petit	<i>Setifer.</i>
— Espèces chez lesquelles le noyau ventral caudal est :	très grand	<i>Potamogale.</i>
	très petit	<i>Chlorotalpa, Chrysochloris.</i>
— Espèces chez lesquelles le noyau ventral médial est :	grand	<i>Elephantulus.</i>
	très petit	<i>Talpa, Galemys, Tupaia, Galago.</i>

Le noyau ventral oral, dont il n'est pas encore clairement établi s'il a ou non une projection corticale ⁽¹⁶⁾, et qui reçoit chez l'Homme, d'après Hassler (1959), à la fois des afférences cérébelleuses et pallidées, a une importance qui n'est pas fonction du degré d'évolution des espèces, mais semble plutôt caractériser certaines familles ; sa grande taille chez les Talpidae, sa réduction très sensible chez les Macroscelididae sont à noter.

Le noyau ventral intermédiaire ⁽¹⁷⁾, qui reçoit le brachium conjunctivum d'origine cérébelleuse, est assez stable chez les Insectivores ; seules les trois Soricinae ont un noyau ventral intermédiaire de grande taille, et cette concordance n'est certainement pas une coïncidence ; les caractères biologiques des Soricinae ne fournissent malheureusement pas d'explication immédiate à ce grand développement.

Le noyau ventral caudal est petit chez les Chrysochloridae, mais surtout très grand chez *Potamogale*. Si l'on admet que chez les Insectivores, la portion caudomédiale du groupe ventral est purement gustative (noyau ventral médial) ⁽¹⁸⁾, il est dès lors probable, par similitude avec les résultats obtenus par l'expérimenta-

⁽¹⁶⁾ Voir par exemple Crouch et Thompson, 1938 a.

⁽¹⁷⁾ Le Gros Clark (1936 b) donne comme centre-relais du brachium conjunctivum le « N. ventralis, pars arcuata ». Je ne sais s'il s'agit en l'occurrence d'une synonymie Noyau ventral intermédiaire = pars arcuata ou d'une confusion sur l'aboutissement réel des fibres cérébelleuses.

⁽¹⁸⁾ Voir par exemple les travaux de Gerebtzoff (1941 a), ou les expériences d'Andersson et Jewell (1957).

Tableau N° 35. Noyau ventral médial.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Volume nucl.</u> Ecart-type	0,1607	0,5236	0,5058
Coeff. corrélation	0,8562	0,9419	0,8901
Constante d'équilibre	0,492	0,620	0,682
<u>Taille cell.</u> Ecart-type	0,0516	0,0521	0,0431
Coeff. corrélation	0,4413	0,4329	0,6203
Constante d'équilibre	-0,081	0,028	0,040
<u>Densité cell.</u> Ecart-type	0,1052	0,4126	0,3944
Coeff. corrélation	0,3228	0,9593	0,8839
Constante d'équilibre	-0,121	-0,498	-0,528

Indices de relation "Volume / Ps":

Cc: 24	Te: 45	Cr: 59	Gm: 68	Co: 78	Ct: 93	Sm: 93
Ne: 96	Sa: 98	Tu: 112	Ta: 123	Se: 137	Po: 148	Er: 167
Rh: 201	El: 222	Gg: 231				

Indices de relation "Taille cellulaire / Ps":

Te: 86	Ta: 88	Se: 92	El: 94	Er: 94	Ne: 96	Tu: 98
Po: 99	Cr: 99	Cc: 102	Rh: 103	Gg: 106	Co: 107	Sm: 107
Gm: 109	Ct: 117	Sa: 126				

Indices de relation "Densité cellulaire cubique / Ps":

Ct: 31	Sm: 65	Sa: 70	Rh: 74	Ta: 75	Tu: 86	Gg: 86
Er: 91	El: 101	Se: 102	Cc: 112	Te: 121	Cr: 135	Po: 139
Co: 139	Gm: 151	Ne: 226				

Tableau N° 36. Noyau geniculé latéral dorsal.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Taille cell.</u> Ecart-type	0,0379	0,0895	0,0750
Coeff. corrélation	0,0170	0,9057	0,8662
Constante d'équilibre	-0,002	0,102	0,098
<u>Densité cell.</u> Ecart-type	0,1495	0,5918	0,4919
Coeff. corrélation	0,0562	0,9274	0,8122
Constante d'équilibre	0,030	-0,690	-0,606

Indices de relation "Taille cellulaire / Ps":

Co: 81	Sm: 89	Gm: 95	Gg: 101	Tu: 102	El: 102	Te: 102
Ta: 102	Cr: 102	Sa: 103	Rh: 104	Se: 104	Ct: 110	Ne: 112
Cc: 117	Er: 119	Po: 128				

Indices de relation "Densité cellulaire cubique / Ps":

Ct: 26	Cc: 31	Se: 33	Po: 50	Er: 53	Ne: 59	Sa: 64
Gm: 68	El: 72	Te: 77	Rh: 79	Ta: 80	Sm: 106	Cr: 128
Tu: 231	Gg: 252	Co: 259				

tion chez d'autres Mammifères, que la portion médiale du noyau ventral caudal reçoive les fibres trigéminales ⁽¹⁹⁾ ; or, l'examen des encéphales montre que la taille atteinte par le nerf trijumeau chez *Potamogale* est sans commune mesure avec sa taille habituelle chez les autres Insectivores : la grande taille du noyau ventral caudal peut donc être rapprochée, sans hypothèse hasardeuse, de celle du nerf trijumeau chez *Potamogale*.

Le noyau ventral médial enfin, gustatif ou à prédominance gustative probable chez les Insectivores ⁽²⁰⁾, montre une régression relative légère chez les Talpinae, plus importante chez *Galemys* et les Lémuriens. Ce fait tend à prouver que le « goût » n'est pas un sens essentiel au développement évolutif, et que ses centres restent stables dans la lignée évolutive Insectivores-Primates.

G) THALAMUS, GROUPE POSTERIEUR

Ce groupe comporte, fort artificiellement d'ailleurs, les ganglions géniculés (qu'il faut considérer comme des portions spécialisées du complexe thalamique latéral), les noyaux du pretectum, région de passage diencéphalo-mésencéphalique, et le noyau réticulé, qui appartient au thalamus ventral, mais est lié fonctionnellement au thalamus sensitif. De plus, c'est par analogie avec les autres Mammifères, Carnivores et Primates surtout, que le ganglion géniculé latéral est placé dans le « métathalamus » ; chez les Insectivores, il a une situation relativement antérieure, et son recul est un des caractères de l'évolution Insectivores-Primates (comparer les Fig. 3 et 20).

CORPUS GENICULATUM LATERALE (GL)

Le centre diencéphalique optique primaire a généralement été identifié sous cette appellation, et la plupart des auteurs y ont distingué soit deux noyaux, soit deux parties, soit deux segments. Il est donc rationnel d'établir une seule liste synonymique :

⁽¹⁹⁾ D'après Walker (1938 a), les fibres trigéminales parviendraient à la fois dans le noyau ventral médial et dans la zone la plus interne du noyau ventral caudal.

⁽²⁰⁾ A la suite d'expérimentations chez le Rat blanc, Benjamin et Akert (1959) ont délimité un noyau thalamique gustatif qui correspond assez bien aux limites architectoniques du noyau ventral médial des Insectivores.

- Corpus geniculatum laterale (indivis) : Ganser, 1882 ; Livini, 1907 ; Friedemann, 1912 ; Pines, 1927 ; Chu, 1932 a ; Grünthal, 1934 ; Walker, 1938 ; Krieg, 1948 ; Campbell et Ryzen, 1953 ; Holmes, 1953 ; Dekaban, 1953 ; A. Hess, 1955 ; Wahren, 1957 ; Simma, 1957 ; Hassler, 1959.
- Corpus geniculatum externum, nuclei dorsalis et ventralis : Mann, 1905 ; Gerebtzoff, 1940 b.
- Corps genouillé externe, segments supérieur et inférieur : Ramon y Cajal, 1909 ; Glorieux, 1929.
- Nucleus corporis geniculati lateralis : Neiding, 1911.
- Corpus geniculatum laterale, partes dorsalis et ventralis : Tsai, 1925 ; Woollard, 1926 ; Atlas et Ingram, 1937 a ; Walker, 1938 ; Jimenez-Castellanos, 1949 ; Kuhlenbeck, 1951 ; Sawyer et coll., 1954.
- Nuclei geniculati laterales dorsalis et ventralis : Gurdjian, 1927 ; Rioch, 1929 ; Papez, 1932 ; Aronson et Papez, 1934 ; Suzuki, 1936 ; Solnitzky, 1938 ; Bodian, 1939 ; Kuhlenbeck et Miller, 1942 ; Olszewski, 1952 ; Shintani, 1959 ; Bauchot, 1959 ; Heiner, 1960 ; Eidelberg et Saldias, 1960.
- Ganglion genouillé externe (indivis) : Leblanc, 1928.
- Corpus geniculatum laterale, nuclei dorsalis et ventralis : Le Gros Clark, 1929 a, 1930, 1932 a et c ; M. Rose, 1935 ; Goldby, 1941.
- Nucleus corporis geniculati lateralis, partes dorsalis et ventralis : Iso, 1941.
- Dorsal and ventral lateral geniculate body : J. Rose, 1942.

De plus, certains auteurs ont réservé au N. geniculatus lateralis ventralis des appellations spéciales :

- Griseum ventrale corporis geniculati lateralis : Neiding, 1911.
- (Substantia) grisea praegeniculata : Friedemann, 1912 ; Rioch, 1929 ; Walker, 1938.
- Griseum praegeniculatum : Pines, 1927 ; Környey, 1928 ; Simma, 1957.
- Nucleus praegeniculatus : Atlas et Ingram, 1937 a ; Wahren, 1957 ; Hassler, 1959.

NUCLEUS GENICULATUS LATERALIS DORSALIS (GL d)

Les résultats de l'analyse quantitative sont donnés dans le tableau n° 36.

Les cellules du noyau géniculé latéral dorsal ont pour tailles extrêmes 6 et 19 μ , les moyennes spécifiques variant de 7,89 μ (*S. minutus*) à 15,83 μ (*Potamogale*). La densité cellulaire va de 3.860 cellules par mm² chez *S. minutus* à 390 cellules chez *Erinaceus*, et l'encombrement cellulaire de 30,2 % chez *C. russula* à 6,9 % chez *Setifer*. Toutes ces valeurs diffèrent peu de celles qui caractérisent les noyaux du complexe latéral.

La parenté histologique des cellules du noyau géniculé latéral dorsal d'une espèce à l'autre est bien moins nette que pour tous les autres noyaux vus jusqu'ici. En ce qui concerne la disposition cellulaire, *Tupaia* et *Galago*, à cellules disposées en couches, s'opposent aux Insectivores sensu stricto, chez lesquels on n'observe pas d'orientation des cellules parallèlement aux fibres du tractus optique.

Les cellules sont généralement piriformes, avec un gros prolongement tronc-conique à la base, et un ou deux prolongements plus fins au pôle opposé ; le caryon est clair, ovoïde, avec un gros nucléole, et le cytoplasme forme une capsule légèrement excentrique, de coloration assez uniforme. La disposition cellulaire de *Setifer* (Fig. 70 b) traduit l'aspect habituel du noyau géniculé latéral dorsal des Insectivores en dehors de la zone située au voisinage immédiat des fibres optiques afférentes.

NUCLEUS GENICULATUS LATERALIS VENTRALIS (GL v)

Les résultats de l'analyse quantitative sont donnés dans le tableau n° 37.

Les cellules du noyau géniculé latéral ventral ont pour tailles extrêmes 4,5 et 20 μ , les moyennes spécifiques variant de 6,06 μ (*Galemys*) à 14,65 μ (*Tupaia*). Ces cellules sont donc nettement plus petites que celles du noyau dorsal ; si l'on attribue dans chaque espèce la valeur 100 à la taille cellulaire moyenne du noyau géniculé latéral dorsal, on obtient pour le noyau ventral les valeurs suivantes :

Er : 59	Gm : 61	Ne : 62	Se : 65	Po : 66	Sa : 68	Ta : 69
Cr : 71	Te : 73	Ct : 76	Ce : 78	Sm : 78	El : 84	Rh : 88
Co : 91	Gg : 98	Tu : 128				

La seule inversion se situe donc chez *Tupaia*, et l'on observe chez les espèces macroptiques une tendance à l'uniformisation des tailles. La densité cellulaire passe de 5.070 cellules par mm² chez *Neomys* à 410 cellules chez *Rhynchocyon* ; elle est généralement plus élevée que celle du noyau dorsal, sauf chez *C. occidentalis*, *Rhynchocyon*, *Tupaia* et *Galago*. L'encombrement cellulaire est maximum chez *Elephantulus* : 24,1 %, minimum chez *Rhynchocyon* : 5,0 %.

Les cellules sont fusiformes, le plus souvent orientées parallèlement les unes aux autres, avec un caryon ovoïde volumineux et un cytoplasme surtout concentré aux deux pôles du fuseau et très réduit ; les prolongements cytoplasmiques rares sont très minces ; l'ensemble de la cellule reste clair. Les cellules sont disséminées de façon anarchique (Fig. 70 c ; *Elephantulus*).

DISCUSSION

L'analyse quantitative du volume global du ganglion géniculé latéral, et l'estimation du nombre de cellules, donnent les résultats mentionnés dans le tableau n° 38.

Le premier classement (Fig. 31) fournit quatre espèces macropt-

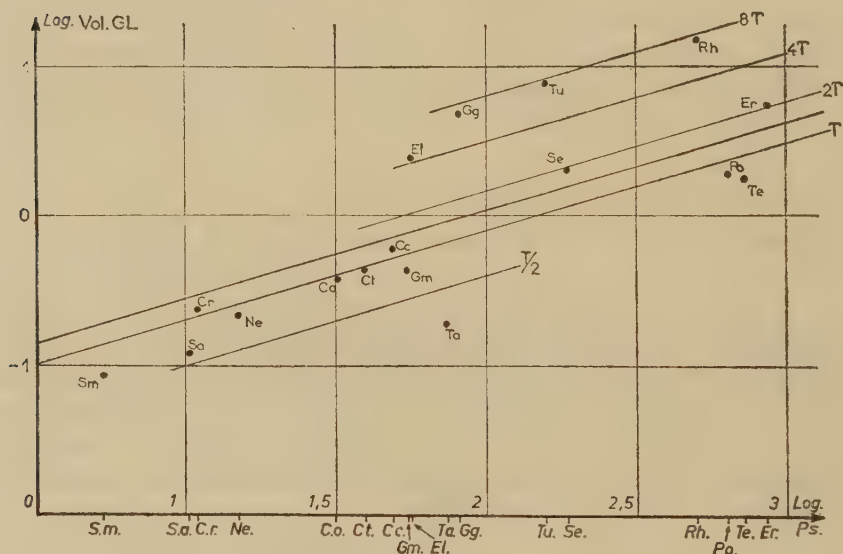


Fig. 31. — Relation « Volume du ganglion géniculé latéral / Poids somatique ». Coordonnées logarithmiques.

tiques : Macroscelididae et Lémuriens ; l'étude quantitative de la surface de la décussation optique avait fourni des résultats similaires (Bauchot et Stephan, 1961). Parmi les microptiques les mieux pourvus, on trouve *Setifer* et surtout *Erinaceus* ⁽²¹⁾. La Taupe figure parmi les espèces les moins pourvues, et il est sans doute vain de rappeler qu'elle est aveugle. Par contre, la place occupée par les Chrysochloridae surprend, si l'on ne se souvient pas que ces espèces manifestent toujours des densités cellulaires très basses. En utilisant le nombre de cellules, les Chrysochloridae se situent normalement entre *Talpa* et les Soricinae.

NUCLEUS GENICULATUS MEDIALIS (GM)

Quelques auteurs, Kuhlenbeck notamment (1948 et 1951), distinguent dans le noyau géniculé médial deux parties, dorsale et ventrale ; cette subdivision a une signification embryologique certaine, mais on ne la retrouve pas de façon constante chez l'adulte ; les différenciations les plus fréquentes opposent surtout la région périphérique à la région centrale.

La plupart des auteurs ont utilisé l'appellation de « Corpus geniculatum mediale », sauf :

- Corps (ganglion) genouillé interne : Mann, 1905 ; Ramon y Cajal, 1909 ; Koeppen, 1915 ; Leblanc, 1928 ; Glorieux, 1929.
- Nucleus geniculatus medialis : Rioch, 1929 ; Papez, 1932 ; Aronson et Papez, 1934 ; Suzuki, 1936 ; Solnitzky, 1938 ; Bodian, 1939 ; Kuhlenbeck et Miller, 1942 ; Sloane, 1951 ; Olszewski, 1952 ; Shintani, 1959 ; Bauchot, 1959 ; Hassler, 1959 ; Heiner, 1960 ; Eidelberg et Saldias, 1960.
- Nucleus corporis geniculati medialis : Neiding, 1911 ; Iso, 1941,
- Nucleus dorsolateralis : Wahren, 1957.

Les résultats de l'analyse quantitative sont donnés dans le tableau n° 40.

Les cellules du noyau géniculé médial ont pour tailles extrêmes 6 et 20 μ — moyennes : de 8,31 μ (*S. minutus*) à 15,50 μ (*Erinaceus*) —, c'est-à-dire à peu près les mêmes que celles du noyau ven-

(21) Cei (1948), dans l'analyse de l'appareil oculaire des Insectivores, a montré que la microptie des Lipotyphles est due à un arrêt de développement de la vitrée, et que les Erinaceidae sont à cet égard les moins régressés.

tral caudal, aux dépens duquel le ganglion géniculé médial s'est sûrement différencié (Fig. 32). Les densités cellulaires varient de 4.830 cellules au mm^2 (*S. minutus*) à 280 cellules (*Erinaceus*). L'en-

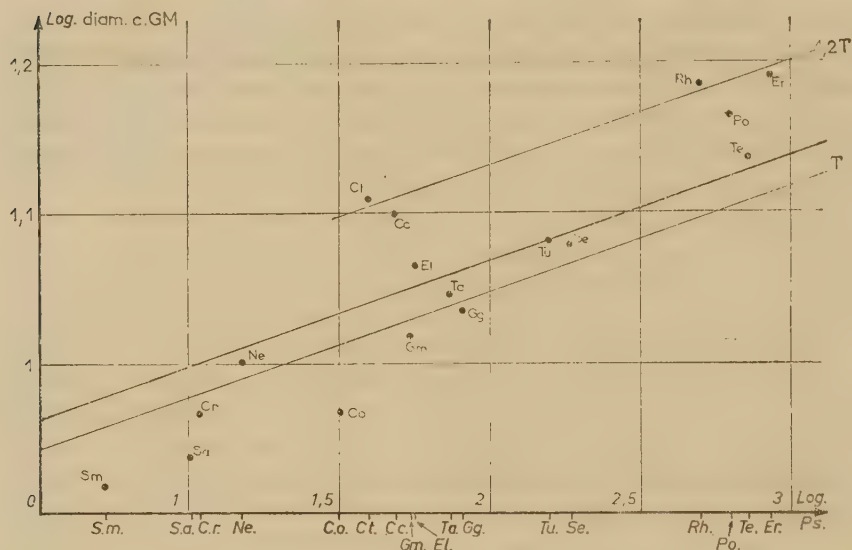


Fig. 32. — Relation « Diamètre cellulaire du ganglion géniculé médial / Poids somatique ». Coordonnées logarithmiques.

combrement cellulaire est très élevé chez *S. minutus* (33,3 %), mais varie chez les autres espèces entre 19,1 % (*Neomys*) et 6,7 % (*Erinaceus*).

Les cellules sont très voisines de celles du noyau ventral caudal, avec des prolongements un peu mieux marqués, et un cytoplasme plus sombre et plus homogène. La disposition des cellules est quelconque (Fig. 70 d ; *Talpa*).

DISCUSSION

Le ganglion géniculé médial est le récepteur diencephalique des afférences auditives. Les indices de relation « Volume nucléaire par rapport au poids somatique » situent en tête les huit espèces d'Insectivores terrestres choisies comme niveau de référence ; puis viennent les Chrysochloridae, les Macroscelididae, enfin les Lémuriens (Fig. 33). Une mention spéciale mérite d'être faite pour les

Tableau N° 37. Noyau géniculé latéral ventral.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Taille cell.</u> Ecart-type	0,0289	0,0575	0,0989
Coeff. corrélation	0,9809	0,9798	0,6577
Constante d'équilibre	0,101	0,071	0,098
<u>Densité cell.</u> Ecart-type	0,1202	0,2622	0,4150
Coeff. corrélation	0,5626	0,9558	0,7158
Constante d'équilibre	-0,242	-0,314	-0,450

Indices de relation "Taille cellulaire / Ps":

Gm: 81	Se: 95	Ne: 97	Sa: 98	Sm: 98	Er: 99	Ta: 99
Cr: 102	Co: 103	Te: 104	Ct: 117	Po: 118	El: 121	Cc: 127
Rh: 128	Gg: 137	Tu: 183				

Indices de relation "Densité cellulaire cubique / Ps":

Rh: 19	Tu: 23	Ct: 34	Sa: 43	Gg: 54	Sm: 55	Cr: 81
Ta: 84	Co: 90	Cc: 92	El: 113	Se: 125	Ne: 125	Te: 148
Gm: 158	Er: 174	Po: 200				

Tableau N° 38. Ganglion géniculé latéral.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Volume nucl.</u> Ecart-type	0,2459	0,6175	0,6631
Coeff. corrélation	0,9233	0,9245	0,8095
Constante d'équilibre	0,811	0,718	0,813

Indices de relation "Volume / Ps":

Ta: 29	Sa: 56	Sm: 60	Te: 72	Gm: 78	Ne: 83	Po: 84
Co: 91	Ct: 92	Cr: 105	Cc: 116	Se: 183	Er: 204	El: 433
Gg: 691	Tu: 763	Rh: 776				

Nombre de cellules (10^{-3}):

Ta: 5	Ct: 6	Sa: 8	Cc: 8	Sm: 12	Ne: 17	Te: 23
Gm: 23	Cr: 27	Po: 31	Co: 42	Se: 43	Er: 53	El: 54
Rh: 104	Tu: 263	Gg: 325				

Tableau N° 39. Pretectum.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Volume nucl.</u> Ecart-type	0,1446	0,4511	0,5019
Coeff. corrélation	0,9766	0,9618	0,8612
Constante d'équilibre	0,505	0,545	0,655

Indices de relation "Volume / Ps":

Te: 59	Co: 81	Er: 90	Sa: 91	Sm: 91	Cr: 103	Se: 105
Ne: 136	Ct: 149	Po: 169	Gm: 177	Ta: 179	Cc: 200	El: 345
Tu: 436	Rh: 512					

Nombre de cellules (10^{-3}):

Cr: 18	Sm: 23	Sa: 23	Ct: 27	Te: 31	Se: 41	Ta: 45
Co: 48	Ne: 48	Cc: 57	Gm: 57	Er: 60	Po: 81	Tu: 100
El: 108	Rh: 199					

espèces semi-aquatiques ; le rapport des indices de relation de ces espèces aux terrestres taxonomiquement voisines est en effet de :

Neomys : 2,35

Galemys : 3,98

Potamogale : 5,40

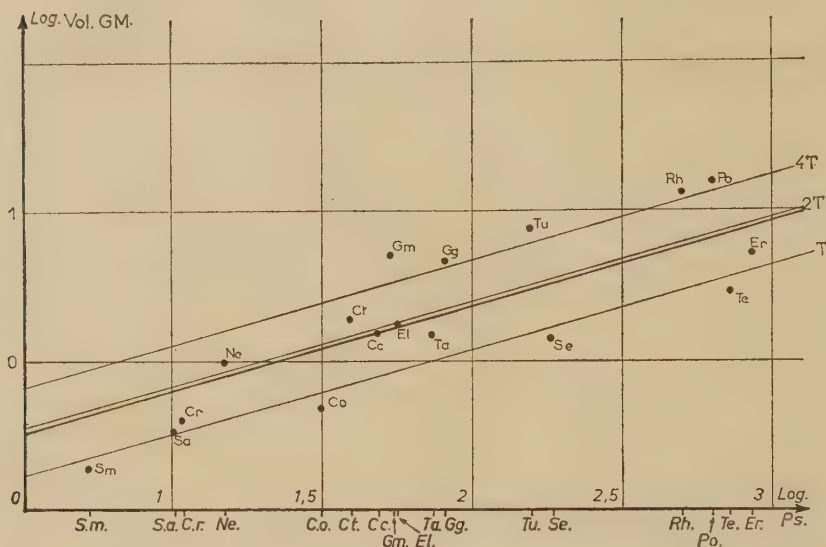


Fig. 33. — Relation « Volume du ganglion géniculé médial / Poids somatique ». Coordonnées logarithmiques.

Le noyau géniculé médial est donc d'autant plus grand que l'espèce semi-aquatique est mieux adaptée à son mode de vie ⁽²²⁾. La vie dans l'eau semble donc entraîner ipso facto une amélioration du degré d'audition des espèces.

Un autre fait très important est la place de *Tupaia*, espèce terrestre la mieux pourvue (en volume). Le Gros Clark, dans l'étude consacrée à *Tupaia minor* (1929 a), avait signalé la faible taille du noyau géniculé médial ; cette erreur d'appréciation provient certainement de ce que l'auteur avait, consciemment ou non, comparé les volumes des deux corps géniculés voisins. Si l'on fait d'ailleurs ce rapport volumétrique GM / GL, on peut savoir, pour chaque espèce, lequel des deux systèmes prédomine sur l'autre :

⁽²²⁾. On trouve une mention analogue dans les descriptions de Hatschek et Schlessinger (1902) et de Kruger (1959) sur le thalamus du Dauphin.

Hornet (1933) s'étonne, étant donnée la grande taille du noyau géniculé médial chez le Phoque, qu'on attribue aux formes aquatiques une audition peu développée.

Tableau N° 40. Noyau géniculé médial.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
Volume nucl. Ecart-type	0,1528	0,4700	0,5415
Coeff. corrélation	0,8915	0,9768	0,8397
Constante d'équilibre	0,487	0,577	0,689
Taille cell. Ecart-type	0,0204	0,0920	0,0796
Coeff. corrélation	0,8024	0,9783	0,9087
Constante d'équilibre	0,059	0,113	0,110
Densité cell. Ecart-type	0,2951	0,5680	0,4635
Coeff. corrélation	0,8579	0,9726	0,8820
Constante d'équilibre	-0,904	-0,694	-0,619

Indices de relation "Volume / Ps" (Fig. 68):

Te: 75	Co: 76	Se: 81	Sm: 84	Sa: 102	Cr: 117	Er: 121
Ta: 145	Cc: 189	El: 198	Ne: 240	Ct: 262	Gg: 419	Rh: 422
Po: 437	Tu: 466	Gm: 577				

Indices de relation "Taille cellulaire / Ps" (Fig. 67):

Co: 90	Sa: 91	Sm: 91	Gm: 97	Cr: 97	Gg: 98	Ta: 101
Ne: 102	Se: 103	Tu: 104	Te: 106	El: 108	Po: 115	Cc: 118
Er: 119	Rh: 123	Ct: 123				

Indices de relation "Densité cellulaire cubique / Ps":

Ct: 39	Cc: 40	El: 50	Rh: 51	Er: 51	Ta: 71	Se: 76
Cr: 79	Tu: 82	Te: 86	Sa: 93	Ne: 103	Co: 106	Gm: 123
Po: 172	Gg: 200	Sm: 236				

Nombre de cellules (10^{-3}):

Se: 13	Er: 13	Te: 14	Cc: 15	Co: 15	Cr: 17	Sa: 18
Ct: 20	El: 20	Ta: 21	Sm: 30	Ne: 46	Rh: 47	Tu: 78
Gm: 139	Po: 163	Gg: 167				

Tableau N° 41. Aire prétectale.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
Taille cell. Ecart-type	0,0237	0,0388	0,0578
Coeff. corrélation	0,0977	0,6977	0,6115
Constante d'équilibre	-0,008	0,034	0,054
Densité cell. Ecart-Type	0,2199	0,3753	0,3350
Coeff. corrélation	0,1203	0,8412	0,7615
Constante d'équilibre	0,094	-0,397	-0,386

Indices de relation "Taille cellulaire / Ps":

Te: 74	Co: 85	Gm: 88	Se: 96	Ta: 96	El: 97	Ne: 97
Er: 101	Sm: 101	Rh: 103	Tu: 104	Cr: 107	Ct: 111	Cc: 113
Po: 122	Sa: 139					

Indices de relation "Densité cellulaire cubique / Ps":

Sa: 33	Tu: 49	Ta: 59	Ct: 65	Cr: 68	Ne: 74	Rh: 79
Sm: 80	Se: 90	Cc: 92	El: 101	Er: 109	Gm: 110	Te: 159
Co: 202	Po: 290					

(1) Chow (1951) indique chez *Macaca mulatta* 364×10^3 cellules dans le noyau géniculé médial, pour un poids somatique de 2,5 kg, ce qui traduit une meilleure analyse acoustique.

Gm : 11,9	Po : 8,4	Ta : 8,0	Ne : 4,6	Ct : 4,6	Sa : 2,9
Cc : 2,6	Sm : 2,2	Cr : 1,8	Te : 1,7	Co : 1,3	Tu : 1,0
Gg : 1,0	Er : 1,0	Rh : 0,9	El : 0,7	Se : 0,7	

On note chez trois espèces (*Erinaceus*, *Tupaia*, *Galago*) un équilibre entre les deux fonctions ⁽²³⁾ ; les espèces à prédominance optique légère sont les Macroscelididae et *Setifer*. Parmi les espèces à nette prédominance auditive, on trouve à la fois les semi-aquatiques et les aveugles.

PRETECTUM

Quelques auteurs, notamment Kuhlenbeck (1949), ont décrit dans la région prétectale un grand nombre de noyaux, les uns diencéphaliques, les autres mésencéphaliques, certains encore d'origine douteuse. Cette région est effectivement assez confuse, et je me suis contenté de déceler chez tous les Insectivores deux masses nucléaires faciles à identifier : l'aire prétectale et le noyau postérieur. Même avec ce schéma très simple, des difficultés surgissent chez les Lémuriens. Outre ces deux éléments, d'autres noyaux ont été identifiés chez quelques espèces seulement (noyaux supragéniculé et limitant) ; leur analyse quantitative n'a pas été faite.

AREA PRETECTALIS (PT)

Les synonymies sont les suivantes :

- Nucleus posterior A : Mann, 1905.
- Nucleus pretectalis : Livini, 1907 ; Tsai, 1925 ; Le Gros Clark, 1929 a ; Chu, 1932 a ; Papez, 1932 ; Aronson et Papez, 1934 ; Grünthal, 1934 ; Atlas et Ingram, 1937 a et b ; Solnitzky, 1938 ; Bodian, 1939 ; Goldby, 1941 ; Arai, 1949 ; Kuhlenbeck, 1951 ; Sawyer et coll., 1954 ; Bücher et Nauta, 1954 ; Shintani, 1959.
- Noyau de la voie optique bigéminale : Ramon y Cajal, 1909.
- Pulvinar : Pines, 1927.
- Nucleus posterior : Leblanc, 1928 ; Gerebtzoff, 1940 b ; Iso, 1941 ; Holmes, 1953.

⁽²³⁾ Cette remarque va à l'encontre de celle de Neiding (1911), qui considère *Erinaceus* comme une des espèces les mieux pourvues en ce qui concerne l'ouïe.

- Area pretectalis : Rioch, 1929 ; Papez, 1932 ; Suzuki, 1936 ;
Kuhlenbeck et Miller, 1942 et 1949 ; Kuhlenbeck, 1951 ;
Sloane, 1951 ; A. Hess, 1955 ; Shintani, 1959.
- Large-celled nucleus of the optic tract : Le Gros Clark, 1930.
- Nucleus prebigeminalis lateralis : M. Rose, 1935.
- Nucleus pretectalis anterior : J. Rose, 1942.
- Area pretectalis medialis : J. Rose, 1942 ; Bücher et Nauta,
1954.
- Regio pretectalis : Olszewski, 1952 ; Eidelberg et Saldias, 1960.
- Nucleus suprageniculatus : Campbell et Ryzen, 1953.
- Griseum mesencephale (pro parte) : Wahren, 1957.

Les résultats de l'analyse quantitative sont donnés dans le tableau n° 41.

Les cellules de l'aire prétectale ont une taille comprise entre 4,5 et 14 μ — moyennes spécifiques : entre 6,68 μ (*C. occidentalis*) et 11,77 μ (*Potamogale*) — ; ces valeurs sont voisines de celles qu'on trouve dans le groupe médian ; les deux ensembles étant vieux phylogénétiquement, on peut définir ainsi un « paléothalamus » caractérisé par ses petites cellules. La densité cellulaire varie de 5.520 cellules par mm² (*S. minutus*) à 1.070 cellules (*Rhynchocyon*). L'encombrement cellulaire est maximum chez *Potamogale* : 32,0 %, minimum chez *Tenrec* : 7,6 %.

Les cellules, piriformes ou fusiformes, sont caractérisées par un très gros caryon, qui semble occuper tout l'espace cellulaire ; le cytoplasme est réduit à une mince coque périphérique vide de tout corps de Nissl ; il y a très peu de prolongements visibles. Les cellules sont disposées sans ordre, mais montrent une certaine tendance à se grouper en « nids » séparés par des paquets de fibres (Fig. 70 e ; *Talpa*).

NUCLEUS POSTERIOR (P)

Les synonymies sont les suivantes :

- Nucleus posterior A : Mann, 1905.
- Nucleus posterior : Ramon y Cajal, 1909 ; Leblanc, 1928 ; Rioch, 1929 ; Le Gros Clark, 1929 a ; Chu, 1932, a ; Papez, 1932 ; Aronson et Papez, 1934 ; Gerebtzoff, 1940 b ; Iso, 1941 ; Kuhlenbeck et Miller, 1942 et 1949 ; Jimenez-Castellanos, 1949 ; Kuhlenbeck, 1951 ; Holmes, 1953 ; A. Hess, 1955 ; Shintani, 1959 ; Bauchot, 1959.

- Nucleus prebigeminalis : Neiding, 1911.
- Nucleus suprageniculatus : Le Gros Clark, 1930 ; Stefens et Droogleever-Fortuyn, 1953.
- Nucleus pretectalis : Le Gros Clark, 1930 et 1932 a ; Bodian, 1939 ; Goldby, 1941 ; Arai, 1949.
- Nucleus prebigeminalis lateralis : M. Rose, 1935.
- Nucleus commissurae posterioris : Atlas et Ingram, 1937 a.
- Nucleus pretectalis, pars caudalis : Bodian, 1939 ; Goldby, 1941.
- Nucleus pretectalis posterior : J. Rose, 1942.
- Nucleus pretectalis profundus : Bücher et Nauta, 1954.
- Griseum mesencephale (pro parte) : Wahren, 1957.

Indices de relation « Taille cellulaire / Ps » :

Ta : 92	Te : 93	Se : 95	Ne : 98	Er : 98	Co : 101	Sa : 105
Cr : 107	Sm : 109	Gm : 112	El : 114	Cc : 115	Ct : 118	Po : 121

Indices de relation « Densité cellulaire cubique / Ps » :

Cr : 28	Ct : 38	Gm : 55	Cc : 56	El : 58	Sm : 63	Ta : 71
Te : 79	Co : 94	Se : 108	Ne : 115	Po : 127	Sa : 131	Er : 225

Les cellules du noyau postérieur ont une taille comprise entre 5,5 et 17 μ , les moyennes spécifiques variant de 7,50 μ (*Neomys*) à 12,07 μ (*Potamogale*) ; elles sont donc légèrement plus grandes que celles de l'aire prétectale. La densité cellulaire est maximale chez *S. araneus* : 4.770 cellules par mm², minimale chez *Tenrec* : 740 cellules ; le noyau postérieur est un peu plus aéré que l'aire prétectale, ce que traduit également l'encombrement cellulaire : il varie de 29,1 % chez *S. araneus* à 6,4 % chez *Tenrec*.

Les cellules sont très voisines de celles de l'aire prétectale, mais avec un cytoplasme périphérique plus intensément coloré. La tendance des cellules à se grouper en « nids » est également plus marquée (Fig. 70 f ; *Elephantulus*).

NUCLEUS SUPRAGENICULATUS (sG)

Terme dû à Münzer et Wiener, très largement adopté, sauf :

- Nucleus suprageniculatus praetectalis : J. Rose, 1942.
- Posterior complex : Kruger, 1959.

NUCLEUS LIMITANS (Li)

Les synonymies sont les suivantes :

- Nucleus limitans : Rioch, 1929 ; Crouch, 1934 a; Walker, 1938 b et d ; Mayeda, 1941 ; Sheps, 1945 ; Krieg, 1948 ; Sloane, 1951 ; Olszewski, 1952 ; Hassler, 1959 ; Heiner, 1960.
- Nucleus suprageniculatus : Aronson et Papez, 1934.
- Nucleus of the optic tract : Atlas et Ingram, 1937 a.
- Nucleus lentiformis mesencephali, pars magnocellularis : Kuhlbeck et Miller, 1949.

La synonymie avec les appellations suivantes est plus douteuse :

- Large-celled nucleus of the optic tract : Le Gros Clark, 1930 et 1932 a ; Goldby, 1941.
- Nucleus tracti optici : J. Rose, 1942 ; Sloane, 1951.
- Nucleus tracti optici, pars lateralis : Bücher et Nauta, 1954.

DISCUSSION

L'ensemble constitué par l'aire prétectale et le noyau postérieur, analysé quant au volume et au nombre total des cellules, donne les résultats mentionnés dans le tableau n° 39.

Galago ne figure pas dans ces classements, car on ne connaît pas les équivalents du noyau postérieur dans cette espèce. Les fonctions du pretectum sont à peu près inconnues ⁽²⁴⁾ ; on sait qu'il est très développé chez les Vertébrés inférieurs, et que ses connexions efférentes vont surtout au tegmentum. De nombreux auteurs ont insisté sur les afférences optiques du pretectum, situé entre le ganglion géniculé latéral et le toit optique. Ces fonctions optiques sont possibles ; en particulier, Macroscelididae et *Tupaia*, qui sont macrooptiques, ont un pretectum de grande taille. Mais on n'observe pas, à l'inverse, de pretectum très réduit chez les espèces aveugles, ce qui exclut que ce centre soit à prédominance optique. A partir des Lémuriens vrais, le groupe prétectal se réduit. La position taxonomique de *Tupaia* pose ici un problème difficile :

⁽²⁴⁾ Matsushita (1959) décrit l'aire prétectale comme un centre pupillo-constricteur.

d'une part, il acquiert la lamination du ganglion géniculé latéral que ne possèdent pas les *Macroscelididae* ; d'autre part, il possède, comme ces derniers, un *pretectum* de grande taille qu'on ne trouve plus chez *Galago*.

Les correspondances possibles entre le noyau postérieur des Insectivores et les noyaux limitant et supragéniculé des Primates ont déjà été discutées (voir pages 146-147). Le noyau postérieur représente une formation profonde et latérale par rapport à l'aire prétectale toujours superficielle et médiale. Quelques Insectivores (notamment les *Macroscelididae*) montrent une tendance du noyau postérieur à se différencier ; il semble alors être l'équivalent, dans le diencéphale des Lémuriens, d'une part, du noyau limitant pour sa portion antéromédiale, d'autre part, du noyau supragéniculé, pour sa portion postérolatérale. Une difficulté subsiste toutefois : quels rapports unissent ces formations prétectales au noyau magnocellulaire du tractus optique ? Il s'agit très probablement de deux structures différentes, mais qui fusionnent plus ou moins chez les Primates, où leur séparation est difficile.

NUCLEUS RETICULARIS (Rt) ⁽²⁵⁾

C'est la « zone grillagée » des cliniciens. Le terme de N. reticularis est très généralement adopté, sauf :

- Noyau rayé + noyau semi-lunaire ou foyer accessoire antérieur du noyau sensitif : Ramon y Cajal, 1909.
- Stratum reticulatum : Sachs, 1909 ; Koeppen, 1915.
- Zona reticularis : Friedemann, 1912 ; Pines, 1927.
- Nucleus lateralis anterior A + C : Grünthal, 1934.
- Nucleus infralateralis : M. Rose, 1935.
- Nucleus reticulatus : M. Rose, 1935 ; Hassler, 1959.
- Formatio reticularis : Suzuki, 1936.
- Reticular complex : J. Rose, 1942 ; Kruger, 1959.
- Nucleus lateralis, pars reticularis : Simma, 1957.

Les résultats de l'analyse quantitative sont donnés dans le tableau n° 42.

⁽²⁵⁾ Il appartient embryologiquement au thalamus ventral, mais ses fonctions le rattachent au thalamus sensitif.

Les cellules du noyau réticulé ont des tailles comprises entre 5 et 19 μ : les moyennes spécifiques varient de 6,74 μ (*C. russula*) à 13,11 μ (*Potamogale*) ; elles sont donc plus petites, en moyenne, que celles du groupe latéral, et on ne peut les tenir, comme le font certains auteurs, pour la portion la plus périphérique des noyaux latéraux, simplement « déformée » par le passage des fibres des radiations thalamiques ; on sait, par ailleurs, que le noyau réticulé est embryologiquement issu du thalamus ventral, alors que le complexe latéral provient du thalamus dorsal. La densité cellulaire varie de 4.830 cellules par mm^2 (*S. minutus*) à 450 cellules (*Rhynchocyon*). L'encombrement cellulaire est de 29,0 % chez *S. minutus* et de 5,6 % chez *Tenrec*.

Les cellules sont multiformes (fusiformes, triangulaires ou même quelquefois réniformes), ce qui explique que la mesure du plus court diamètre laisse apparaître des variations supérieures à celles qui sont habituelles aux autres noyaux. Les prolongements cellulaires, très fins, parfois sinueux, peuvent être suivis assez loin ; le caryon sphérique ou ovoïde, petit, avec un gros nucléole, est entouré d'un cytoplasme assez sombre, abondant, au sein duquel se distinguent des grains de Nissl. Les cellules sont nettement disposées en « nids » que séparent des paquets de fibres ; cette disposition est d'autant plus nette que le niveau du noyau étudié est plus antérieur (Fig. 71 a ; *Elephantulus*).

DISCUSSION

D'après l'étude de Sakai (1959), le noyau réticulé thalamique est typiquement mammalien ; on l'identifie difficilement chez les Monotrèmes ; il atteint son plus grand développement chez l'Homme. C'est donc un noyau phylogénétiquement récent, et de signification « évolutive ». D'après Mayeda (1941) et J. Rose (1952) au contraire, le noyau réticulé est épais chez les espèces macrosomatiques, mince chez les autres, notamment chez les Primates⁽²⁶⁾. Le classement donné par les indices de relation « Volume nucléaire par rapport au poids somatique » n'en démontre pas moins une progression quand on va des Insectivores aux Macroscelididae et aux Lémuriens. C'est donc l'argumentation de Sakai que viennent corroborer les résultats de l'analyse quantitative.

(26) Chez *Galago* en effet, le noyau réticulé est bien plus mince qu'il n'est chez les Insectivores terrestres (voir page 148).

Si l'on se réfère au nombre de cellules, on s'aperçoit par contre que, *Tupaia* mis à part, qui manifeste un nombre de cellules excessif, les variations sont de faible amplitude. Autrement dit, le noyau réticulé est certainement « évolutif » chez les Mammifères, et il est d'autant plus grand et riche en cellules qu'on suit la lignée évolutive Insectivores-Primates, mais la « vitesse » de cet accroissement est faible, plus faible en particulier que celle du complexe latéral qu'il enveloppe. Aussi le noyau réticulé s'amincit-il considérablement chez les espèces évoluées, chez lesquelles le complexe latéral est très grand. Ce raisonnement nous rapproche de l'observation de J. Rose ; le noyau réticulé est effectivement épais chez la plupart des Mammifères macrosmatiques, parce que ces animaux sont en même temps primitifs ; cette simultanéité n'est pas une règle absolue, et il existe des espèces macrosmatiques à grand développement néocortical, comme l'Éléphant. Il serait intéressant de mesurer le noyau réticulé d'une telle espèce pour voir le bien-fondé de ce raisonnement.

On ne sait rien de précis sur les fonctions du noyau réticulé ; il se projette largement sur le néocortex, en surimpression aux projections spécifiques du complexe latéral.

IV. — THALAMUS VENTRAL ⁽¹⁾, SUBTHALAMUS ET HYPOTHALAMUS

A) CONSIDERATIONS PRELIMINAIRES

Toutes les formations grises vues jusqu'ici sont coadjacentes, presque toujours faciles à délimiter les unes des autres, et constituées d'éléments cellulaires dont on peut définir taille et densité. Sous la lame médullaire externe, l'architectonique est fort différente ; il s'agit alors de masses nucléaires mal définies, auxquelles on donne le nom d' « aires », au sein desquelles des condensations cellulaires plus ou moins nettes méritent le nom de noyaux. La transition entre ces deux types d'architectonique est fournie par les noyaux réticulé thalamique et de la zone incertaine. Le premier, lié fonctionnellement au thalamus sensitif, a été étudié avec lui ; le second, qui appartient au thalamus ventral et possède probablement des fonctions motrices ⁽²⁾, doit être rattaché au « sous-thalamus ».

Les aires hypothalamiques ne peuvent recevoir de définition satisfaisante ; leurs cellules varient peu en taille, mais énormément en densité ; on a d'ailleurs souvent décrit, chez de nombreuses espèces, des condensations cellulaires au sein de ces aires, qu'on ne retrouve pas chez d'autres individus de la même espèce ou de la même famille. La subdivision purement topographique des aires hypothalamiques exclut qu'on puisse raisonnablement calculer le volume de chacune et en tirer quelque conclusion. Aussi, bien qu'il soit à peu près certain que les diverses aires préoptiques et hypothalamiques décrites chez les Insectivores n'aient pas les mêmes fonctions, l'analyse volumétrique n'est possible que pour leur ensemble, et l'estimation du nombre de cellules est ici plus qu'ailleurs sujette à caution.

(1) Le N. reticularis a été étudié pages 230-232, avec le thalamus sensitif, auquel il est lié fonctionnellement.

(2) Le peu de renseignements qu'on possède sur la zone incertaine semble montrer que les voies ascendantes y sont au moins aussi importantes que les voies descendantes.

Parmi les noyaux hypothalamiques, certains sont bien définis, d'autres passent insensiblement à leur périphérie aux aires voisines ; presque tous enfin sont de petite taille, et leur calcul volumétrique n'a été possible que pour un petit nombre d'entre eux, pour lesquels ont été réalisés des photogrammes spéciaux. La plupart des noyaux hypothalamiques ne seront donc analysés que pour la taille et la densité cellulaires ⁽³⁾.

B) THALAMUS VENTRAL ET SUBTHALAMUS

ZONA INCERTA (ZI)

Terme généralement adopté, avec des variantes mineures (Nucleus zona incerta ou N. zonae incertae). Synonymes :

- Noyau de la zone incertaine + noyau de la capsule interne : Ramon y Cajal, 1909.
- Substantia reticularis hypothalami : Malone, 1910.
- Griseum subthalamicum : Neiding, 1911.
- Nucleus suprapeduncularis : M. Rose, 1935.
- Nucleus reticularis, pars medialis : Bodian, 1939.

A la zone incertaine se rattachent le noyau péripédonculaire et le champ de Forel ⁽⁴⁾ que je n'ai pas analysés. Seul le premier de ces deux noyaux est vraiment diencéphalique.

NUCLEUS PERIPEDUNCULARIS (pP)

Ce noyau n'est qu'une différenciation de la zone incertaine au voisinage des pédoncules cérébraux. Ses caractères histologiques sont pratiquement identiques à ceux de cette dernière (Fig. 69 c ; *Tupaia*). Synonymes :

- Noyau sus-pédonculaire : Ramon y Cajal, 1909.
- Nucleus peripeduncularis : Malone 1910, Papez et Aronson, 1934 ; Atlas et Ingram, 1937 a ; Hassler, 1959 ; Bauchot, 1959.

⁽³⁾ L'hypothalamus, plus que tout autre, a fait l'objet de listes ou tableaux synonymiques. Ces listes, et notamment celles de Rioch, Wislocki et O'Leary (1940) pour les auteurs anglo-saxons, et de Koikegami (1938) pour les auteurs allemands et japonais, me dispensent d'une étude exhaustive des publications anciennes.

⁽⁴⁾ Dit encore Area Forel, Schleifenschicht, (subthalamie) fields of Forel, ou désigné sous les initiales de H, H₁ + H₂ (pour Haube).

Tableau N° 42. Noyau réticulé.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Volume nucl.</u> Ecart-type	0,1906	0,5015	0,5071
Coeff. corrélation	0,9716	0,9678	0,8900
Constante d'équilibre	0,662	0,610	0,684
<u>Taille cell.</u> Ecart-type	0,0518	0,0741	0,0775
Coeff. corrélation	0,0279	0,7310	0,6632
Constante d'équilibre	-0,005	0,068	0,078
<u>Densité cell.</u> Ecart-type	0,2088	0,4667	0,4117
Coeff. corrélation	0,6789	0,9505	0,9071
Constante d'équilibre	-0,507	-0,558	-0,565

Indices de relation "Volume / Ps":

Te: 63	Sm: 72	Se: 85	Co: 87	Sa: 89	Cr: 100	Cc: 129
Ct: 140	Er: 144	Ne: 149	Ta: 158	Po: 199	El: 239	Gm: 257
Rh: 283	Gg: 361	Tu: 417				

Indices de relation "Taille cellulaire / Ps":

Cr: 85	Ta: 89	Co: 92	Te: 95	Er: 99	Sm: 103	Tu: 104
Ne: 108	Gm: 109	El: 114	Se: 118	Sa: 119	Gg: 120	Po: 124
Rh: 126	Cc: 137	Ct: 139				

Indices de relation "Densité cellulaire cubique / Ps":

Ct: 40	Gm: 44	Rh: 50	Ta: 54	Gg: 55	Cc: 60	Cr: 66
Sa: 81	Te: 86	El: 89	Po: 95	Er: 101	Tu: 108	Se: 118
Ne: 119	Co: 140	Sm: 152				

Nombre de cellules (10^{-3}):

Ct: 18	Te: 20	Cr: 21	Sa: 23	Cc: 26	Ta: 30	Sm: 34
Se: 36	Gm: 38	Co: 40	Rh: 52	Er: 55	Ne: 57	Gg: 69
Po: 70	El: 72	Tu: 160				

Tableau N° 43. Zone incertaine.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Volume nucl.</u> Ecart-type	0,2339	0,4428	0,4452
Coeff. corrélation	0,8996	0,9364	0,8951
Constante d'équilibre	0,752	0,521	0,604
<u>Taille cell.</u> Ecart-type	0,0329	0,0517	0,0834
Coeff. corrélation	0,1054	0,6712	0,6537
Constante d'équilibre	0,012	0,044	0,083
<u>Densité cell.</u> Ecart-type	0,1271	0,4427	0,4172
Coeff. corrélation	0,4295	0,8314	0,8417
Constante d'équilibre	0,195	-0,462	-0,532

Indices de relation "Volume / Ps":

Te: 41	Sm: 67	Ne: 80	Co: 102	Cr: 103	Er: 106	Ct: 110
Se: 113	Cc: 121	Ta: 129	Po: 132	Sa: 140	El: 187	Rh: 207
Tu: 211	Gg: 237	Gm: 246				

Indices de relation "Taille cellulaire / Ps":

Gm: 86	Te: 88	Er: 91	Ta: 92	Sa: 92	Gg: 93	Co: 95
Ct: 100	El: 101	Ne: 104	Rh: 105	Cc: 105	Sm: 111	Cr: 113
Se: 114	Tu: 130	Po: 159				

Indices de relation "Densité cellulaire cubique / Ps":

Po: 29	Se: 44	Ta: 44	Gm: 48	Sm: 52	El: 57	Ne: 58
Cr: 59	Ct: 64	Rh: 69	Tu: 83	Te: 91	Cc: 115	Sa: 119
Gg: 127	Er: 190	Co: 199				

- Zona incerta caudalis : Rioch, 1929 ; Brockhaus, 1942 ; Fere-mutsch et Simma, 1958.
- Nucleus reticularis ventralis : Papez, 1932.
- Noyau réticulaire péripédonculaire : Roussy et Mosinger, 1935.
- Zona incerta (pro parte) : Solnitzky, 1939.
- Zona incerta, pars peripeduncularis : Kuhlenbeck, 1948.

L'analyse quantitative de la zone incertaine donne les résultats mentionnés dans le tableau n° 43.

Les cellules de la zone incertaine ont pour tailles extrêmes 5 et 22 μ ; la moyenne spécifique varie de 7,22 μ (*S. araneus*) à 16,67 μ (*Potamogale*) ; la taille des cellules incertaines ne diffère donc pas beaucoup de celle des cellules du noyau réticulé, immédiatement voisin. La densité cellulaire est élevée ; elle passe de 6.020 cellules par mm² chez *S. araneus* à 530 chez *Potamogale* ⁽⁵⁾, et l'encombrement cellulaire est nettement supérieur à celui du noyau réticulé : il passe de 36,4 % (*C. occidentalis*) à 9,5 % (*Tenrec*). Ces valeurs traduisent bien la différence essentielle qui permet de distinguer à faible grossissement le noyau réticulé de la zone incertaine ; cette dernière a un aspect plus sombre, dû à la fois à une densité cellulaire supérieure, et à une taille cellulaire plus grande. Le nombre de cellules, difficile à apprécier correctement par suite des limites caudales peu précises de la zone incertaine, varie entre 22.000 chez *S. minutus* et 211.000 chez *Galago*.

Les cellules sont globuleuses ou fusiformes, avec rarement un, exceptionnellement deux prolongements visibles, assez massifs ; le caryon ovoïde, à petit nucléole, est entouré sur toute sa périphérie d'un anneau cytoplasmique sombre, dans lequel on distingue difficilement des granulations. Les cellules sont quelquefois orientées parallèlement les unes aux autres, mais toujours plus ou moins nettement groupées en « lits » parallèles (Fig. 71 b ; *Tenrec*).

DISCUSSION

Les fonctions de la zone incertaine sont difficiles à définir. Centre relais sur les voies descendantes du pallidum, il est égale-

⁽⁵⁾ La taille cellulaire moyenne est très élevée chez *Potamogale* ; la moyenne immédiatement inférieure n'est que de 12,40 μ chez *Tupaia*. La densité cellulaire est forte chez tous les Insectivores mais, par un phénomène de compensation, elle est minimum chez *Potamogale*.

ment lié au noyau géniculé latéral ventral et au pretectum. L'analyse quantitative de son volume indique que ce noyau croît avec le degré d'évolution, mais avec une « vitesse » lente ; la zone incertaine n'est donc pas liée, directement ou non, au néocortex.

NUCLEUS SUBTHALAMICUS (Sth)

Terme dû à Luys, et universellement adopté (car son identification est toujours simple), soit sous l'appellation ci-dessus, soit sous les variantes suivantes : Corps de Luys, Luys'sche Körper, Corpus subthalamicum, corpus Luysii subthalami. Synonyme :

— Nucleus hypothalamicus : Neiding, 1911.

L'analyse quantitative donne les résultats mentionnés dans le tableau n° 44.

Les cellules du noyau subthalamique varient de taille de 5 à 16 μ , les moyennes spécifiques passant de 6,79 μ chez *C. occidentalis* à 11,96 μ chez *Rhynchocyon*. La densité quadratique est assez élevée : 5.660 cellules par mm² chez *S. minutus*, et 730 chez *Erinaeus* ⁽⁶⁾. L'encombrement cellulaire est maximum chez *S. minutus* : 34,0 %, minimum chez *Tenrec* : 6,9 %. *C. occidentalis* fournit encore un bon exemple de compensation entre une taille cellulaire faible (i. r. = 83) et une forte densité (i. r. = 237) ; ce phénomène est très fréquent, surtout dans les noyaux à forte densité cellulaire. Le nombre de cellules est assez faible ; il passe de 1.800 chez *C. russula* à 20.000 chez *Galemys*.

Les cellules sont globuleuses ou légèrement aplaties suivant le grand axe des pédoncules cérébraux ; le caryon, ovoïde ou piri-forme, à petit nucléole, renferme une chromatine clairsemée ; le cytoplasme abondant, sombre, avec de nombreux grains très petits, a des prolongements très fins rarement visibles. Les cellules, assez denses, sont disposées en traînées plus ou moins parallèles (Fig. 71 d ; *Chlorotalpa*).

NUCLEUS ENTOPEDUNCULARIS (eP)

Toutes les fois qu'il n'a pas été confondu avec la partie caudale du pallidum, ce noyau a reçu l'appellation ci-dessus. Il est

⁽⁶⁾ Whittier et Mettler (1949) indiquent chez le singe Rhésus une densité de 36 cellules par mm².

trop diffus et inconstant chez les Insectivores pour permettre une analyse quantitative.

DISCUSSION

L'organisation du noyau subthalamique est telle que, même sans analyse quantitative, il est clair qu'elle se perfectionne quand on suit la lignée évolutive Insectivores-Primates. Ce noyau, sans forme précise, sans capsule périphérique chez les espèces primitives, devient une formation toujours extrêmement nette et facile à identifier. L'analyse quantitative confirme cette impression première ; le volume nucléaire classe en effet les espèces dans l'ordre :

Crociturinae — Erinaceidae — Tenrecidae — Soricinae — Chrysochloridae — Macroscelididae — Talpidae — Lémuriens.

Ce classement n'est évidemment pas superposable à celui que fournit le néocortex (et cela prouve que le noyau subthalamique n'est pas sous la dépendance du néocortex), mais il ordonne de façon assez satisfaisante les familles, avec quelques variantes, comme par exemple la place occupée par les Talpidae. On peut noter également qu'il ne classe pas les espèces semi-aquatiques au-dessus des espèces terrestres, mais qu'il respecte assez les groupes taxonomiques (?). La taille cellulaire place les espèces évoluées parmi les espèces à grandes cellules (compte tenu de la place toujours spéciale occupée par les Chrysochloridae).

C) AIRES HYPOTHALAMIQUES

Les diverses synonymies sont brièvement résumées ci-dessous.

NUCLEUS (AREA) PREOPTICUS MEDIANUS (PO med)

— Nucleus tuberis t e : Friedemann, 1912.

— Nucleus preopticus medianus : Chu, 1932 a ; Papez, 1932 ;

(?) Ces résultats ne confirment guère ceux de von Bonin et Shariff (1951) qui, ayant trouvé chez les Chiroptères un noyau subthalamique très volumineux, attribuent cette taille anormale à l'adaptation au vol. L'adaptation à la nage devrait conduire à un résultat voisin, à moins d'admettre que les membres antérieurs sont prédominants. Cette hypothèse supplémentaire expliquerait le bon développement du noyau subthalamique chez les animaux fouisseurs (Chrysochloridae et Talpidae).

Papez et Aronson, 1934 ; Atlas et Ingram, 1937 a ; Krieg, 1948 ; Wright, 1950 a ; Mosinger, 1950 ; Bauchot, 1959.

- Nucleus prothalamicus periventricularis dorsalis superior + inferior : Brockhaus, 1942.
- Nucleus supracommissuralis : Gomez-Bosque et coll., 1959.
- Nucleus prothalamicus periventricularis dorsalis : Wahren, 1959.

AREA (NUCLEUS) PREOPTICA MEDIALIS (PO mes)

Terme utilisé par de nombreux auteurs, sauf :

- Nucleus preopticus principalis : Chu, 1932 a ; Papez, 1932 ; Papez et Aronson, 1934.
- Nucleus preopticus : Krieg, 1932.
- Nucleus hypothalami anterior intermedius : M. Rose, 1935.
- Nucleus prothalamicus periventricularis intermedius : Brockhaus, 1942 ; Wahren, 1959.
- Noyau préoptique interne : Diepen et coll., 1956.
- Nucleus prothalamicus ventralis : Wahren, 1959.

AREA (NUCLEUS) PREOPTICA PERIVENTRICULARIS (PO v)

Terme utilisé par de nombreux auteurs, sauf :

- Nucleus preopticus periventricularis : Papez et Aronson, 1934.
- Nucleus infundibularis anterior : M. Rose, 1935.
- Nucleus hypothalami anterior medialis : M. Rose, 1935.
- Nucleus hypothalamicus periventricularis : Campbell et Ryzen, 1953.
- Nucleus prothalamicus principalis oralis : Wahren, 1959.

AREA (NUCLEUS) PREOPTICA LATERALIS (PO l)

Terme utilisé par de nombreux auteurs, sauf :

- Nucleus hypothalami anterior lateralis + postlateralis : M. Rose, 1935.
- Nucleus prothalamicus principalis lateralis : Brockhaus, 1942 ; Wahren, 1959.

AREA HYPOTHALAMICA ANTEROMEDIALIS (HA m)

- Area hypothalamica anterior : Gurdjian, 1927 ; Ingram, 1940 ; Rioch et coll., 1940 ; Sawyer et coll., 1954 ; Olivecrona, 1957 ; de Groot, 1959 ; Gomez-Bosque et coll., 1959.
- Nucleus hypothalamicus anterior : Rioch, 1929 ; Warner, 1929 ; Krieg, 1932 ; Chu, 1932 a ; Papez, 1932 ; Howe, 1933 ; Crouch, 1934 a ; Papez et Aronson, 1934 ; Roussy et Mosinger, 1935 a ; Suzuki, 1936 ; Atlas et Ingram, 1937 a ; Koikegami, 1938 a ; Solnitzky, 1939 ; Bodian, 1939 ; Jessup et Shanklin, 1940 ; Diepen, 1941 ; Krieg, 1948 ; Kuhlenbeck et Haymaker, 1949 ; Mosinger, 1950 ; Rath, 1954 ; Diepen, 1962.
- Nucleus hypothalami anterior intermedius : M. Rose, 1935.
- Nucleus prothalamicus oralis : Brockhaus, 1942.
- Nucleus hypothalamicus medialis : Campbell et Ryzen, 1953.
- Area medioperiventricularis : Feremutsch, 1957.
- Nucleus centralis : Wahren, 1957.
- Area medialis hypothalamica anterior : Dellmann, 1959.

AREA HYPOTHALAMICA ANTEROLATERALIS (HA l)

La plupart des auteurs ont groupé en un seul élément les aires antérolatérale et latérale. La synonymie suivante est donc également valable pour AL.

- Nucleus hypothalamicus lateralis : Gurdjian, 1927 ; Rioch, 1929 ; Warner, 1929 ; Krieg, 1932 ; Chu, 1932 a ; Papez, 1932 ; Crouch, 1934 a ; Papez et Aronson, 1934 ; Atlas et Ingram, 1937 a ; Koikegami, 1938 ; Solnitzky, 1939 ; Bodian, 1939 ; Jessup et Shanklin, 1940 ; Diepen, 1941 ; Krieg, 1948 ; Kuhlenbeck, 1949 ; Campbell et Ryzen, 1953 ; Rath, 1953 ; Wahren, 1957 et 1959.
- Nucleus hypothalami anterior lateralis + postlateralis : M. Rose, 1935.
- Nucleus hypothalamicus lateralis oralis : Brockhaus, 1942.
- Area lateralis hypothalami : Howe, 1933 ; Roussy et Mosinger, 1935 ; Rioch et coll., 1940 ; Sawyer et coll., 1954 ; Feremutsch, 1957 ; Olivecrona, 1957 ; de Groot, 1959.

Tableau N° 44. Noyau subthalamique.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Volume nucl.</u> Ecart-type	0,1880	0,4737	0,4885
Coeff. corrélation	0,5879	0,9290	0,7945
Constante d'équilibre	0,395	0,553	0,588
<u>Taille cell.</u> Ecart-type	0,0387	0,0605	0,0655
Coeff. corrélation	0,6556	0,6573	0,5437
Constante d'équilibre	-0,091	0,050	0,054
<u>Densité cell.</u> Ecart-type	0,1596	0,5277	0,4295
Coeff. corrélation	0,0297	0,9308	0,8431
Constante d'équilibre	0,017	-0,616	-0,545

Indices de relation "Volume / Ps":

Cr: 57	Er: 62	Co: 67	Te: 85	Sm: 86	Se: 98	Po: 114
Sa: 150	Ct: 176	Ne: 177	Cc: 189	Rh: 192	Ta: 196	El: 226
Gm: 349	Tu: 559	Gg: 566				

Indices de relation "Taille cellulaire / Ps":

Co: 83	Ta: 85	Te: 93	Er: 101	Po: 107	Se: 107	Sm: 107
Cr: 111	Sa: 112	El: 114	Tu: 120	Gm: 120	Rh: 121	Ne: 125
Ct: 128	Cc: 130	Gg: 133				

Indices de relation "Densité cellulaire cubique / Ps":

Gg: 28	Se: 49	Ne: 53	Rh: 55	Tu: 55	Cr: 57	Ct: 66
Er: 70	Te: 70	Gm: 93	Sa: 97	Sm: 98	El: 99	Cc: 107
Ta: 119	Co: 237	Po: 247				

Tableau N° 45. Noyau interstitiel de la strie terminale.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Taille cell.</u> Ecart-type	0,0149	0,0699	0,0645
Coeff. corrélation	0,3240	0,7811	0,7577
Constante d'équilibre	0,017	0,069	0,074
<u>Densité cell.</u> Ecart-type	0,1393	0,4913	0,3834
Coeff. corrélation	0,5128	0,9653	0,9051
Constante d'équilibre	-0,255	-0,596	-0,526

Indices de relation "Taille cellulaire / Ps":

Ta: 78	Rh: 92	Gm: 92	Co: 97	Cr: 97	Te: 98	Ne: 100
El: 103	Ct: 104	Sm: 106	Er: 107	Sa: 108	Gg: 108	Se: 108
Po: 112	Cc: 115	Tu: 120				

Indices de relation "Densité cellulaire cubique / Ps":

Tu: 49	Cc: 54	Ct: 59	Ne: 60	Sa: 62	Te: 67	Er: 79
Se: 80	Gm: 91	Sm: 95	El: 96	Po: 107	Cr: 129	Ta: 138
Gg: 146	Co: 147	Rh: 162				

- Nucleus hypothalamicus ventrolateralis : Becker, 1955.
- Area lateralis hypothalamica anterior : Dellmann, 1959.

AREA HYPOTHALAMICA DORSALIS (AD)

- Area hypothalamica dorsalis : Rioch, 1929 ; Crouch, 1934 a ; Ingram, 1940 ; Jessup et Shanklin, 1940 ; Rioch et coll., 1940 ; Mosinger, 1950 ; Olivecrona, 1957 ; Bauchot, 1959 ; Diepen, 1962.
- Nucleus hypothalamicus parvocellularis : Rioch, 1929 ; Crouch, 1934 a ; Jessup et Shanklin, 1940.
- Nucleus filiformis anterior : Rioch, 1929.
- Nucleus filiformis : Papez et Aronson, 1934 ; Kuhlenbeck, 1948.
- Nucleus hypothalamicus dorsalis : Roussy et Mosinger, 1935 ; Solnitzky, 1939 ; Bodian, 1939 ; Kuhlenbeck et Haymaker, 1949 ; Wahren, 1957.
- Nucleus reuniens (pro parte) : Holmes, 1953.

AREA HYPOTHALAMICA DORSOCAUDALIS (ADC)

- Nucleus hypothalamicus posterior : Nombreux auteurs, sauf :
- Nucleus periventricularis : Papez et Aronson, 1934.
- Nucleus periventricularis commissuralis : Atlas et Ingram, 1937 a.
- Area posterior hypothalami : Ingram, 1940 ; Rioch et coll., 1940 ; Diepen, 1941 ; Gomez-Bosque et coll., 1959.
- Area lateralis hypothalamica posterior : Dellmann, 1959.
- Nucleus dorsalis hypothalamicus : Wahren, 1959.
- Area hypothalamica dorsocaudalis : Bauchot, 1959 ; Diepen, 1962.

AREA HYPOTHALAMICA LATERALIS (AL)

Outre les synonymies signalées pour HA l, citons :

- Nucleus mamilloinfundibularis : Grünthal, 1930.
- Nucleus hypothalami posterior lateralis + postlateralis : M. Rose, 1935.
- Nucleus hypothalamicus lateralis caudalis : Brockhaus, 1942.
- Area hypothalamica lateralis : Mosinger, 1950 ; Bauchot, 1959.

NUCLEUS (AREA) PERIFORNICALIS (PF)

Terme généralement adopté, sauf :

- Nucleus perifornicatus : M. Rose, 1935 ; Brettschneider, 1955.
- Nucleus subfornicalis : Brockhaus, 1942.
- Noyau pérित्रigonal : Mosinger, 1950.

DISCUSSION

Les aires hypothalamiques occupent un grand volume et renferment de nombreuses cellules. L'analyse détaillée de chacune d'elles n'a pas de sens tant qu'on ignore ses fonctions ; les résultats des expériences électrophysiologiques semblent montrer une certaine diffusion des fonctions viscéromotrices au sein de ces aires (Akert, 1959). Les régions antérieures sont plus nettement situées dans la sphère olfactive, les régions moyenne et postérieure plus nettement viscérales ; mais on ne connaît pas de limite nette entre ces deux zones. Aussi n'est-il pas possible de donner autre chose que le nombre de cellules constituant l'ensemble de ces aires (10^{-3}) :

Sm : 196	Cr : 221	Sa : 239	Ne : 272	Se : 281	Te : 305	Ct : 311
Ta : 327	Co : 344	Gm : 362	Er : 370	El : 389	Po : 396	Cc : 441
Rh : 602	Tu : 838	Gg : 1123				

L'analyse quantitative de ces nombres, avec comme constante d'équilibre $a = 0,04$, donne les indices de relation suivants, dont le classement est peu différent :

Sm : 76	Cr : 84	Sa : 91	Se : 95	Te : 97	Ne : 101	Ct : 112
Ta : 114	Er : 118	Co : 124	Po : 127	Gm : 128	El : 138	Cc : 157
Rh : 195	Tu : 284	Gg : 392				

La discussion de ces résultats est difficile, car les fonctions sont multiples. Il est évident que l'hypothalamus, chez les Insectivores, ne montre aucune tendance à une régression quelconque. Ces animaux sont, il est vrai, tous macrosomatiques, *Galago* compris, et la seule espèce à montrer une régression olfactive légère (*Potamogale*, Bauchot et Stephan, 1961) est encore au-dessus de la normale. Les fonctions neurovégétatives de l'hypothalamus, dont on ne peut dire si elles sont à prédominance olfactive ou non, ne font donc qu'augmenter, et dans des proportions notables, dans la lignée Insectivores-Primates.

D) REGION HYPOTHALAMIQUE ANTERIEURE

Dans cette région ont été analysées deux condensations cellulaires constantes chez tous les Insectivores, le noyau interstitiel de la strie terminale, diencéphalique sur une grande portion, et le noyau suprachiasmatique.

NUCLEUS INTERSTITIALIS STRIAE TERMINALIS (Nist)

Principaux termes synonymes :

- Nucleus tuberis cinerei t d : Friedemann, 1912.
- Nucleus interstitialis striae terminalis : Gurdjian, 1927 ; Howe, 1933 ; Papez et Aronson, 1934 ; Mosinger, 1950 ; Bauchot, 1959.
- Nucleus praethalamicus : Grünthal, 1934 ; M. Rose, 1935.
- Nucleus stria terminalis : Atlas et Ingram, 1937 a.
- Nucleus prothalamicus centralis magnocellularis : Brockhaus, 1942.
- Area preoptica dorsalis : Wright, 1950 a.
- Nucleus proprius striae terminalis : de Groot, 1959.

Les résultats de l'analyse quantitative sont donnés dans le tableau n° 45.

Les cellules du noyau interstitiel de la strie terminale ont une taille variant entre 5 et 15 μ — moyennes spécifiques : entre 6,72 μ (*Talpa*) et 11,26 μ (*Potamogale*) —. La densité cellulaire passe de 7.860 cellules par mm² (*S. minutus*) à 1.060 cellules (*Tenrec*) ; elle est comparable à celle du noyau habénulaire latéral, mais l'encombrement est supérieur : 45,6 % chez *S. minutus*, 10,4 % chez *Tenrec*.

Les cellules sont arrondies ou fusiformes, avec des prolongements très peu visibles, mais assez gros ; le caryon ovoïde, à nucléole périphérique, très gros, renferme peu de chromatine ; le cytoplasme abondant est très nettement semé de substance tigroïde sombre. Les cellules sont toujours plus ou moins nettement disposées en « trainées » parallèles (Fig. 71 e ; *Erinaceus*).

Tableau N° 46. Noyau suprachiasmatique.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Taille cell.</u> Ecart-type	0,0310	0,0390	0,0389
Coeff. corrélation	0,1378	0,6979	0,5356
Constante d'équilibre	-0,015	0,034	0,032
<u>Densité cell.</u> Ecart-type	0,1185	0,2836	0,3052
Coeff. corrélation	0,1007	0,9080	0,8293
Constante d'équilibre	0,043	-0,324	-0,383

Indices de relation "Taille cellulaire / Ps":

Te: 90	Ta: 91	Er: 92	Co: 92	Po: 94	Rh: 94	Gg: 94
Gm: 97	El: 100	Sc: 102	Sm: 103	Tu: 105	Ne: 106	Cr: 111
Sa: 116	Ct: 117	Cc: 128				

Indices de relation "Densité cellulaire cubique / Ps":

Sa: 41	Cc: 47	Ct: 57	Sm: 57	Gg: 62	Ne: 62	Cr: 62
Tu: 72	Gm: 77	Ta: 78	El: 101	Se: 107	Te: 135	Co: 144
Rh: 165	Er: 176	Po: 394				

Tableau N° 47. Noyau supraoptique.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Volume nucl.</u> Ecart-type	0,2614	0,5772	0,4853
Coeff. corrélation	0,9107	0,9792	0,9107
Constante d'équilibre	0,851	0,711	0,670
<u>Taille cell.</u> Ecart-type	0,0327	0,0774	0,1381
Coeff. corrélation	0,4905	0,8701	0,3778
Constante d'équilibre	-0,057	0,085	0,079
<u>Densité cell.</u> Ecart-type	0,2260	0,3963	0,3059
Coeff. corrélation	0,2902	0,6354	0,5773
Constante d'équilibre	0,234	-0,316	-0,267

Indices de relation "Volume / Ps":

Po: 45	Sm: 57	Sa: 60	Ta: 65	Ne: 94	Co: 95	Gg: 100
Cr: 118	Te: 119	Er: 128	Cc: 145	Gm: 147	Se: 158	Ct: 180
El: 191	Tu: 235	Rh: 242				

Indices de relation "Taille cellulaire / Ps":

Po: 84	Gg: 87	Ne: 90	Co: 90	Cr: 90	Ta: 93	Sa: 93
Gm: 95	Er: 105	Se: 105	Te: 109	Sm: 116	Tu: 122	Ct: 122
Rh: 123	El: 124	Cc: 135				

Indices de relation "Densité cellulaire cubique / Ps":

Ta: 19	Sm: 21	Cc: 63	Se: 90	Ne: 90	El: 98	Sa: 100
Ct: 101	Co: 103	Cr: 111	Er: 150	Gm: 161	Gg: 166	Rh: 175
Tu: 195	Te: 204	Po: 309				

NUCLEUS SUPRACHIASMATICUS (Sch)

Terme dû à Spiegel et Zweig (1917), assez largement adopté, sauf :

- Nucleus ovoidus : Gurdjian, 1927 ; Papez et Aronson, 1934.
- Nucleus ovoideus : Rioch, 1929 ; Crouch, 1934 a ; Atlas et Ingram, 1937 a ; Solnitzky, 1939 ; Bodian, 1939 ; Jessup et Shanklin, 1940 ; Brockhaus, 1942 ; Mosinger, 1950 ; Rathes, 1953 ; Wahren, 1957 et 1959.
- Nucleus ovoidalis : Papez, 1932.
- Nucleus epichiasmaticus : Chu, 1932 a.
- Nucleus infundibularis posterior + caudalis : M. Rose, 1935.
- Nucleus ovoïdes : Suzuki, 1936.
- Kleinzelliges Höhlengrau 1 a : Feremutsch, 1948.
- Area periventricularis anterior : Feremutsch, 1957.
- Area hypothalamica periventricularis basalis : Dellmann, 1959.

Les résultats de l'analyse quantitative sont donnés dans le tableau n° 46.

Les cellules du noyau suprachiasmatique varient en taille de 4 à 13 μ — moyennes spécifiques, de 6,19 μ (*S. minutus*) à 8,93 μ (*Chrysochloris*) — ; ces cellules sont parmi les plus petites du diencephale, et on ne peut guère les comparer qu'à celles du noyau habénulaire médial. C'est également un des noyaux les plus denses : 11.310 cellules par mm² (*S. minutus*), 1.580 cellules (*Potamogale*). Seul le noyau habénulaire médial a une densité plus forte en moyenne. L'encombrement cellulaire atteint 45,0 % chez *C. russula*, et 9,7 % chez *Potamogale*.

Les cellules, arrondies, sans prolongements visibles, ont un gros caryon à nucléole central et une chromatine en grains fins ; le cytoplasme périphérique est très mince, très pâle, sans corps apparents. Les cellules sont très denses et donnent l'impression d'être agglutinées les unes aux autres en paquets plus ou moins distincts (Fig. 71 f ; *Chlorotalpa*).

DISCUSSION

Il est difficile d'apporter des éléments intéressants à la signification fonctionnelle de ces deux noyaux. Leur volume n'a pas

été mesuré, par suite de leur faible taille. Le noyau interstitiel de la strie terminale est certainement, comme le tubercule olfactif, un centre olfactif de degré élevé. Le noyau suprachiasmatique n'offre comme particularité digne d'être notée que son contact constant avec le chiasma optique, et sa présence chez tous les Mammifères ne permet pas d'en faire une simple condensation sans importance de la substance grise périventriculaire. Ce qui est sûr toutefois, et les résultats de l'analyse de la taille cellulaire le confirment, est que ce noyau n'est en aucune façon, comme l'affirme Laruelle (1934), la portion la plus ventrale du noyau paraventriculaire.

E) REGION INFUNDIBULAIRE

La région infundibulaire, ou parahypophysaire, comporte, rappelons-le, les deux noyaux neurosécrétoires magnocellulaires, supraoptique et paraventriculaire, et les noyaux parvocellulaires également liés à l'hypophyse : infundibulaire, ventromédial, dorsomédial et périventriculaire postérieur.

NUCLEUS SUPRAOPTICUS (S. II)

Terme dû à Lenhossek, et très largement employé, sauf :

- Ganglion opticum basale (Meynert) : Ganser, 1882 ; Malone, 1910 ; Koeppen, 1915 ; Warner, 1929 ; Morgan, 1930.
- Noyau périchiasmatique ou tangentiel : Ramon y Cajal, 1909 ; Roussy et Mosinger, 1934.
- Nucleus tangentialis : Gurdjian, 1927 ; Le Gros Clark, 1929 a ; Rioch, 1929 ; Howe, 1933 ; Crouch, 1934 a ; Roussy et Mosinger, 1935 a ; Solnitzky, 1939 ; Bodian, 1939 ; Jessup et Shanklin, 1940 ; Rath, 1953.
- Noyau de la bandelette optique : Nicolesco et Nicolesco, 1929.

La portion postérieure du noyau supraoptique a été parfois isolée de la masse principale sous les noms suivants :

- Nucleus pedamentum laterale : Grünthal, 1929 et 1930.
- Nucleus postopticus magnocellularis : Diepen, 1941 ; Vierling, 1957 ; Gomez-Bosque et coll., 1959.
- Nucleus pedamenti lateralis anterior : Feremutsch, 1948 et 1953.

- Nucleus paraopticus tuberis : Brettschneider, 1955.
- Nucleus supraopticus, pars postoptica : Dellmann, 1959.

Les résultats de l'analyse quantitative sont donnés dans le tableau n° 47.

Les cellules du noyau supraoptique ont pour tailles extrêmes 6 et 23 μ ; les moyennes spécifiques varient de 9,16 μ (*C. russula*) à 16,18 μ (*Rhynchocyon*) ; ces cellules sont parmi les plus grandes du diencephale, et les plus grandes de l'hypothalamus. La densité cellulaire est élevée et, *Talpa* mis à part ⁽⁸⁾, varie relativement peu : *C. russula*, 3.920 cellules par mm² ; *Erinaceus*, 1.000 cellules ; *Talpa*, 620 cellules. L'encombrement cellulaire est élevé : 48,0 % chez *Tupaia* ; 20,5 % chez *Setifer* (exception : *Talpa* 7,1 %). Le nombre de cellules, qu'on peut évaluer de façon assez précise, est de 800 seulement chez *Talpa*, et varie par ailleurs entre 3.600 chez *S. araneus* et 30.000 chez *Tupaia* ⁽⁹⁾.

Les cellules sont globuleuses ou subglobuleuses, rarement fusiformes, sans prolongements cellulaires nettement visibles ; leur cytologie est très caractéristique : caryon généralement excentrique, très hyalin, avec un seul nucléole central, entouré d'une zone cytoplasmique claire, sans granulations, elle-même concentrique à une couronne extérieure très sombre, plus ou moins épaisse, de grains de Nissl qu'on distingue difficilement les uns des autres. Cet aspect, décrit chez les espèces les plus diverses, doit être tenu pour caractéristique des noyaux hypothalamiques neurosécrétoires ⁽¹⁰⁾. Les cellules sont très denses, disposées apparemment sans ordre (Fig. 72 a ; (*Chrysochloris*)).

NUCLEUS PARAVENTRICULARIS (HYPOTHALAMI) (Pv)

Terme dû à Malone, très largement adopté, sauf :

- Noyau sous-ventriculaire ; Ramon y Cajal, 1909.
- Nucleus magnocellularis hypothalami : Tsai, 1925 a ; Warner,

⁽⁸⁾ La situation unique de *Talpa* au sein des Insectivores a été signalée dès 1954 par Azzali. Cet auteur remarque l'absence d'images nettes de neurosécrétat, le manque de variations saisonnières, et se demande si ces faits traduisent une production faible d'hormone adiurétique, ou au contraire une utilisation si rapide qu'elle ne permet aucun stockage.

⁽⁹⁾ Olivecrona (1957) indique chez le Rat un nombre de 6.834 cellules ; O'Connor (1947) chez le Chien un nombre de 42.450 cellules.

⁽¹⁰⁾ Dès 1929, Nicolesco et Nicolesco avaient attiré l'attention sur cette achromatose périnucléaire, qu'il ne faut pas considérer comme un signe de chromatolyse.

- 1929 ; Le Gros Clark, 1929 a ; Chu, 1932 a ; Papez, 1932 ; Papez et Aronson, 1934 ; Krieg, 1948 ; Heiner, 1960.
- Nucleus filiformis : Tsai, 1925 a ; Gurdjian, 1927 ; Rioch, 1929 ; Warner, 1929 ; Le Gros Clark, 1929 a ; Chu, 1932 a ; Papez, 1932 ; Krieg, 1932 et 1948 ; Ingram et coll., 1932 ; Howe, 1933 ; Crouch, 1934 a ; Suzuki, 1936 ; Atlas et Ingram, 1937 a ; Solnitzky, 1939 ; Bodian, 1939 ; Jessup et Shanklin, 1940 ; Campbell et Ryzen, 1953 ; Raths, 1953 ; Heiner, 1960.
- Noyau périvericulaire juxtatrigoal : Nicolesco et Nicolesco, 1929.
- Nucleus filiformis principalis : Rioch, 1929.
- Nucleus dorsomedialis posterior hypothalami : M. Rose, 1935.
- Nucleus magnocellularis ventricularis : Gomez-Bosque et coll., 1959.

Les formations paraventriculaires accessoires ont reçu les appellations suivantes :

- Nucleus intermedius : Bröckhaus, 1942.
- Nucleus rotundus : Gomez-Bosque et coll., 1959.

Les résultats de l'analyse quantitative sont donnés dans le tableau n° 48.

Les cellules du noyau paraventriculaire ont pour tailles extrêmes 5,5 et 23 μ , les moyennes spécifiques variant de 7,72 μ (*C. russula*) à 14,26 μ (*Rhynchocyon*), donc légèrement inférieures à celles du noyau supraoptique. La densité cellulaire est du même ordre de grandeur que celle du noyau supraoptique : 5.940 cellules par mm² chez *C. russula*, 810 chez *Chrysochloris* ; l'encombrement cellulaire est un peu plus faible ; il passe de 38,2 % chez *S. araneus* à 10,8 % chez *Talpa* ; cette dernière espèce s'éloigne bien moins de la normale pour le noyau paraventriculaire que pour le noyau supraoptique. Le nombre de cellules est de 1.100 chez *Chrysochloris*, et atteint 30.000 chez *Tupaia* ⁽¹¹⁾.

Les cellules sont en tous points semblables à celles du noyau supraoptique ; la quantité de corps de Nissl située à la périphérie du cytoplasme est variable, mais cette variation est fonction des conditions physiologiques de l'animal, et semble parallèle dans les

⁽¹¹⁾ Olivecrona (1957) indique chez le Rat un nombre de 1.335 cellules ; O'Connor (1947) chez le Chien un nombre moyen de 8.400.

Tableau N° 48. Noyau paraventriculaire.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Volume nucl.</u> Ecart-type	0,0708	0,5162	0,4321
Coeff. corrélation	0,4780	0,8977	0,8800
Constante d'équilibre	-0,111	0,583	0,576
<u>Taille cell.</u> Ecart-type	0,0422	0,0747	0,0770
Coeff. corrélation	0,6682	0,7123	0,5894
Constante d'équilibre	-0,101	0,067	0,069
<u>Densité cell.</u> Ecart-type	0,2497	0,3694	0,3319
Coeff. corrélation	0,1694	0,7676	0,5345
Constante d'équilibre	0,151	-0,356	-0,269

Indices de relation "Volume / Ps":

Co: 41	Er: 45	Cr: 63	Po: 64	Gm: 74	Sa: 74	Cc: 88
Ne: 111	Rh: 126	Gg: 126	Ta: 135	Ct: 136	Te: 137	Sm: 151
Se: 154	Tu: 193	El: 207				

Indices de relation "Taille cellulaire / Ps":

Ta: 83	Co: 90	Cr: 91	Gm: 93	Po: 100	Se: 100	Ne: 104
Er: 104	Sa: 106	Tu: 111	Te: 112	Gg: 114	El: 120	Sm: 124
Rh: 129	Ct: 137	Cc: 146				

Indices de relation "Densité cellulaire cubique / Ps":

Cc: 15	Sm: 20	Ct: 38	Ta: 56	Ne: 68	El: 79	Er: 86
Co: 90	Sa: 94	Se: 110	Rh: 114	Gg: 127	Gm: 131	Cr: 135
Tu: 173	Te: 209	Po: 366				

Tableau N° 49. Noyaux neurosécrétoires.

Espèces	i.r. Vol: / Ps	Volume nucl.		Nombre de cellules		
		S.II%	Pv%	10 ⁻³	S.II%	Pv%
<u>S. minutus</u>	101	30	70	3,1	22	78
<u>S. araneus</u>	67	47	53	9,2	39	61
<u>C. russula</u>	92	67	33	14,7	52	48
<u>C. occidentalis</u>	69	72	28	9,0	66	34
<u>Talpa</u>	98	35	65	7,4	11	89
<u>Setifer</u>	156	53	47	24,0	37	63
<u>Tenrec</u>	127	49	51	45	38	62
<u>Erinaceus</u>	89	76	24	17,0	76	24
<u>Neomys</u>	102	48	52	11,0	45	55
<u>Chlorotalpa</u>	159	60	40	15,4	71 ¹⁾	29
<u>Chrysochloris</u>	118	65	35	6,6	83	17
<u>Galemys</u>	113	69	31	23,3	64	36
<u>Elephantulus</u>	199	51	49	26	46	54
<u>Galago</u>	112	47	53	24,0	42	58
<u>Tupaia</u>	215	58	42	60	50	50
<u>Rhynchocyon</u>	187	68	32	42	69	31
<u>Potamogale</u>	54	44	56	32	31	69

(1) Ce pourcentage, maximum chez les Insectivores, est celui qu'on trouve chez le Rat blanc (Olivecrona, 1957).

deux noyaux neurosécrétoires. Ces cellules sont moins denses et laissent voir entre elles des paquets de fibres apparemment plus nombreux (Fig. 72 b ; *Elephantulus*).

DISCUSSION

Les rapports qui lient les deux noyaux neurosécrétoires à l'hypophyse seront envisagés ultérieurement. Il est intéressant, dès maintenant, d'étudier le volume total occupé par les deux noyaux, et le pourcentage qui revient à chacun, de même que le nombre de cellules neurosécrétrices, et l'appartenance de chacune d'elles (tableau n° 49).

D'après le volume total des noyaux neurosécrétoires (Fig. 34), une espèce surtout a des noyaux peu développés : *Potamogale*, alors que les espèces les mieux pourvues sont, dans l'ordre : *Tupaia*, les Macroscelididae, *Chlorotalpa* et *Setifer* ; ces dernières espèces figurent parmi celles qui ont une hypophyse de grande taille (Bauchot, 1961). Par contre, *Potamogale* n'est pas une espèce à hypophyse très petite, et *Talpa*, dont l'hypophyse est au contraire minimale chez les Insectivores, a un indice de relation nor-

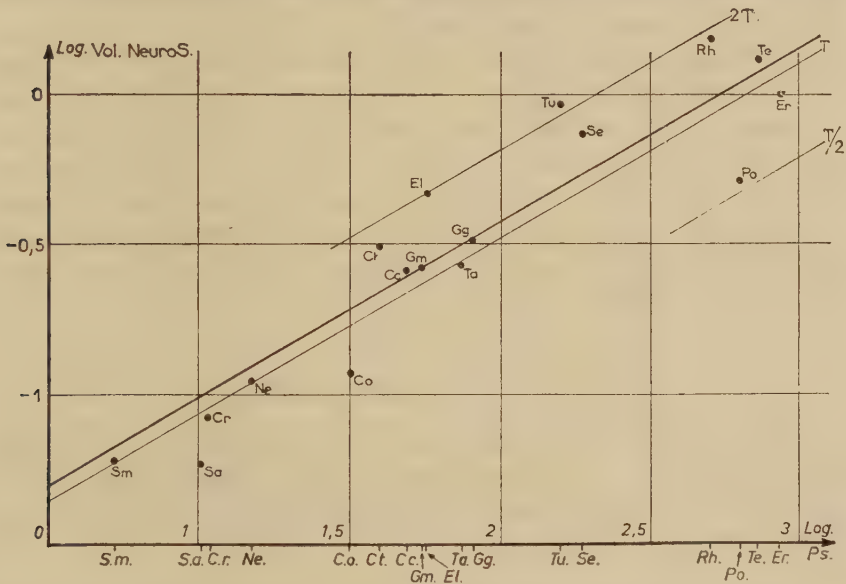


Fig. 34. — Relation « Volume des noyaux neurosécrétoires / Poids somatique ». Coordonnées logarithmiques.

mal. Considérons la part prise par chacun des deux noyaux dans le volume neurosécrétoire total ; dans le cas le plus fréquent, le noyau supraoptique occupe la moitié ou plus du volume total ; l'inversion nette de ce rapport n'existe que chez *S. minutus*, *Talpa* et, à un moindre degré, *Potamogale*. Si l'on considère maintenant le nombre de cellules constitutantes, on trouve un très faible contingent de cellules supraoptiques chez les espèces suivantes : *Talpa*, *S. minutus*, Tenrecidae et *S. araneus*. Si l'on admet avec Meyer (1935) que les noyaux neurosécrétoires proviennent du noyau préoptique des Poissons, et qu'à cet égard le noyau paraventriculaire est plus ancien phylogénétiquement que le noyau supraoptique, il n'est pas étonnant de trouver une prédominance de ce noyau chez des espèces primitives.

Les coefficients de corrélation « Volume nucléaire par rapport au poids somatique » sont élevés pour le noyau supraoptique (0,9107, 0,9792, 0,9107), bien plus faibles pour le noyau paraventriculaire (0,4780, 0,8977, 0,8800). La raison tient aux différences d'agencement cellulaire des deux noyaux : le noyau supraoptique est constitué de cellules denses et de taille assez homogène ; le noyau paraventriculaire est moins dense, ses cellules ont des tailles plus variables, et la périphérie du noyau est constituée d'une zone de transition dans laquelle on trouve mélangées des cellules neurosécrétoires de petite taille, et des cellules hypothalamiques banales. La délimitation est donc moins précise, et le volume du noyau paraventriculaire ne peut être calculé avec la même rigueur que celui du noyau supraoptique. C'est là peut-être une des raisons de la faible corrélation observée ; une autre raison tient probablement au fait que le noyau supraoptique est phylogénétiquement plus récent, donc lié par des connexions plus étroites aux structures hypophysaires.

NUCLEUS INFUNDIBULARIS (Inf)

Terme récent, dû à Spatz, Diepen et Gaupp (1948) avec l'acception présente ⁽¹²⁾. Avant cette date, ce noyau a été le plus souvent ignoré, ou désigné comme région périventriculaire du Tuber. Les principaux synonymes sont :

⁽¹²⁾ Le terme de *N. infundibularis*, suivi ou non d'épithètes, existe déjà dans Winkler et Potter (1914), Roussy et Mosinger (1934), M. Rose, 1935. Ces auteurs lui donnaient toutefois une plus large étendue.

- Nucleus hypothalamicus periventricularis posterior, pars ventralis : Gurdjian, 1927 ; Howe, 1933.
- Nucleus suprachiasmaticus : Grünthal, 1929.
- Nucleus premamillaris, pars ventralis : Chu, 1932 a.
- Nucleus arcuatus hypothalami : Krieg, 1932 et 1948 ; Mosinger, 1950 ; de Groot, 1959 ; Heiner, 1960.
- Nucleus hypothalamicus periventricularis anterior : Papez, 1932 ; Papez et Aronson, 1934.
- Nucleus (hypothalamicus) periventricularis ventralis : Crouch, 1934 a ; Koikegami, 1938 ; Solnitzky, 1939 ; Diepen, 1941.
- Nucleus infundibularis extremus : M. Rose, 1935.
- Nucleus hypothalamicus periventricularis : Atlas et Ingram, 1937.
- Nucleus premamillaris ventralis : Bodian, 1939.
- Nucleus periventricularis arcuatus : Rioch et coll., 1940 ; Kuhlbeck et Haymaker, 1949 ; Sawyer et coll., 1954 ; Oliverona, 1957.
- Nucleus hypothalamicus ventromedialis parvocellularis : Brockhaus, 1942.
- Nucleus (tuberis) infundibularis : Spatz et coll., 1948 ; Christ, 1951 ; Spuler, 1951 ; Nowakowski, 1951 ; Becker, 1955 ; Brettschneider, 1955 ; Diepen et coll., 1956 ; Wahren, 1957 et 1959 ; Gomez-Bosque et coll., 1959 ; Bauchot, 1959 ; Dellmann, 1959 ; Diepen, 1962.
- Area periventricularis posterior : Feremutsch, 1957.

Les résultats de l'analyse quantitative sont donnés dans le tableau n° 50.

Les cellules du noyau infundibulaire ont pour tailles extrêmes 4 et 15 μ — moyennes spécifiques : 6,56 μ (*Talpa*) et 9,64 μ (*Eri-naceus*) — ; les densités cellulaires varient de 7.500 cellules par mm² (*S. araneus*) à 2.130 cellules (*Galemys*) ; l'encombrement cellulaire est élevé : de 46,0 % chez *Tupaia* à 18,7 % chez *Galemys*. Le nombre de cellules oscille entre 6.000 (*Galemys*, *S. minutus*) et 63.000 (*Rhynchocyon*).

Les cellules ont un aspect voisin de celui des cellules suprachiasmatiques : surtout globuleuses, rarement piriformes, avec un prolongement cytoplasmique souvent visible, très large ; caryon très gros, clair, avec un ou deux nucléoles nets ; cytoplasme très pauvre, qui semble localisé au point de départ du prolongement

Tableau N° 50. Noyau infundibulaire.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Volume nucl.</u> Ecart-type	0,1446	0,5727	0,4717
Coeff. corrélation	0,9062	0,9831	0,9516
Constante d'équilibre	0,468	0,707	0,680
<u>Taille cell.</u> Ecart-type	0,0175	0,0609	0,0478
Coeff. corrélation	0,8857	0,8348	0,7626
Constante d'équilibre	0,055	0,064	0,055
<u>Densité cell.</u> Ecart-type	0,0321	0,3039	0,2917
Coeff. corrélation	0,6079	0,9411	0,7204
Constante d'équilibre	0,070	-0,359	-0,318

Indices de relation "Volume / Ps":

Ta: 62	Co: 63	Po: 66	Ct: 72	Sm: 73	Sa: 86	Cr: 95
Gm: 107	El: 111	Cc: 115	Tu: 123	Te: 128	Ne: 138	Se: 142
Er: 152	Gg: 162	Rh: 226				

Indices de relation "Taille cellulaire / Ps":

Ta: 81	Po: 92	Sa: 100	Er: 101	Te: 101	Rh: 102	Co: 102
Tu: 103	Ne: 103	Sm: 104	Se: 105	Cr: 105	El: 106	Ct: 111
Gg: 113	Cc: 116	Gm: 118				

Indices de relation "Densité cellulaire cubique / Ps":

Gm: 26	Gg: 35	Ne: 38	Sm: 40	Cc: 57	Ct: 64	Sa: 70
Cr: 71	Se: 100	El: 110	Rh: 115	Te: 120	Ta: 125	Co: 125
Po: 130	Er: 151	Tu: 220				

Tableau N° 51. Noyau ventromédial.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Taille cell.</u> Ecart-type	0,0194	0,0450	0,0473
Coeff. corrélation	0,1734	0,8524	0,7343
Constante d'équilibre	-0,012	0,048	0,053
<u>Densité cell.</u> Ecart-type	0,1903	0,3731	0,3181
Coeff. corrélation	0,2318	0,9179	0,8782
Constante d'équilibre	-0,157	-0,430	-0,423

Indices de relation "Taille cellulaire / Ps":

Ta: 91	Co: 94	Gm: 95	Er: 96	Se: 96	Te: 99	Po: 100
Cr: 103	Sm: 106	Rh: 107	El: 108	Cc: 109	Sa: 113	Ne: 114
Ct: 116	Gg: 118	Tu: 123				

Indices de relation "Densité cellulaire cubique / Ps":

Cr: 37	Ct: 55	Ne: 59	Cc: 60	Rh: 62	El: 64	Gg: 65
Gm: 74	Sa: 79	Sm: 84	Er: 102	Se: 107	Ta: 115	Po: 123
Te: 125	Co: 150	Tu: 168				

cytoplasmique, assez clair, et dépourvu de grains de Nissl. Les cellules sont disposées sans ordre apparent, mais s'orientent quelquefois parallèlement à la lumière du troisième ventricule (Fig. 72 c ; *Elephantulus*).

DISCUSSION

Si l'on compare les indices de relation « Volume nucléaire par rapport au poids somatique » à ceux des noyaux supraoptique ou paraventriculaire, on s'aperçoit qu'ils se classent différemment ; les espèces à gros noyaux neurosécrétoires ont ici les indices suivants :

<i>Tupaia</i> :	123	<i>Elephantulus</i> :	111	<i>Rhynchocyon</i> :	226
<i>Chlorotalpa</i> :	72	<i>Setifer</i> :	142		

Seuls *Rhynchocyon* et *Setifer* ont donc aussi un noyau infundibulaire de grande taille. Les espèces à noyau infundibulaire de petite taille, de même, ne correspondent pas à celles dont les noyaux neurosécrétoires sont peu développés. Cette remarque montre donc que, s'il existe réellement des relations entre le noyau infundibulaire et l'hypophyse, comme l'ont montré Spatz, Diepen et Gaupp, cette liaison est moins étroite que celle des noyaux neurosécrétoires ⁽¹³⁾.

NUCLEUS VENTROMEDIALIS (VM)

Terme très généralement adopté, sauf :

- Noyau antérieur ou principal : Ramon y Cajal, 1909.
- Nucleus tuberis cinerei t : Friedemann, 1912.
- Nucleus ovalis hypothalami : M. Rose, 1935.

Les résultats de l'analyse quantitative sont donnés dans le tableau n° 51.

Les cellules du noyau ventromédial ont une taille variant de 4,5 à 15 μ — moyennes spécifiques : de 7,50 μ (*C. occidentalis*) à

⁽¹³⁾ La fonction de régulateur sexuel proposée par Spatz pour le noyau infundibulaire laisse supposer un parallélisme de ce noyau avec l'adénohypophyse. En 1956, Nauta a trouvé au noyau infundibulaire des afférences hippocampales.

11,03 μ (*Tupaia*). — La densité cellulaire est forte : de 8.280 cellules par mm² (*S. minutus*) à 1.320 cellules (*Rhynchocyon*). L'encombrement cellulaire est maximum chez *S. minutus* : 46,9 %, minimum chez *Erinaceus* et *Rhynchocyon* : 14,1 %. Taille cellulaire mise à part, ces valeurs sont voisines de celles du noyau infundibulaire. Le nombre de cellules oscille entre 6.000 chez *C. russula* et 136.000 chez *Tupaia*.

Les caractères cytologiques des cellules ventromédiales sont voisins de ceux des cellules infundibulaires ; l'agencement cellulaire lui-même ne montre pas de différences importantes (Fig. 72 d ; *Elephantulus*).

NUCLEUS DORSOMEDIALIS (DM)

Terme très généralement utilisé, sauf :

- Noyau supérieur : Ramon y Cajal, 1909.
- Nucleus tuberculi cinerei : Friedemann, 1912.
- Noyau paratrigonal : Roussy et Mosinger, 1934.
- Nucleus hypothalami posterior medialis : M. Rose, 1935.
- Nucleus parvocellularis dorsomedialis : Brockhaus, 1942.
- Area medioperiventricularis : Feremutsch, 1957.

Les résultats de l'analyse quantitative sont donnés dans le tableau n° 52.

Les cellules du noyau dorsomédial ont pour tailles extrêmes 4,5 et 16 μ , les moyennes spécifiques variant de 6,51 μ (*Talpa*) à 9,60 μ (*Galago*) ; ces cellules sont donc plus petites que celles du noyau ventromédial. La densité cellulaire atteint 9.930 cellules par mm² chez *S. minutus* et 1.680 cellules chez *Erinaceus* ; l'encombrement cellulaire est du même ordre de grandeur que celui du noyau ventromédial : il varie de 42,2 % chez *S. minutus* à 13,4 % chez *Erinaceus*. Le nombre de cellules passe de 10.000 chez *Sorex* à 109.000 chez *Setifer*.

Les cellules sont tout à fait semblables à celles des noyaux infundibulaire ou ventromédial, mais avec de très rares prolongements visibles. L'agencement cellulaire montre des nids de cellules assez denses plus ou moins isolés les uns des autres (Fig. 72 e ; *Elephantulus*).

Tableau N° 52. Noyau dorsomédial.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Taille cell.</u> Ecart-type	0,0361	0,0454	0,0513
Coeff. corrélation	0,1010	0,5041	0,6050
Constante d'équilibre	0,013	0,029	0,047
<u>Densité cell.</u> Ecart-type	0,1871	0,3572	0,3184
Coeff. corrélation	0,1968	0,7870	0,8098
Constante d'équilibre	-0,131	-0,352	-0,390

Indices de relation "Taille cellulaire / Ps":

Ta: 87	Se: 88	Te: 90	Gm: 98	Co: 99	Er: 100	Sm: 104
Ct: 105	El: 106	Ne: 107	Rh: 109	Po: 110	Sa: 111	Tu: 111
Cc: 115	Cr: 125	Gg: 127				

Indices de relation "Densité cellulaire cubique / Ps":

Sa: 31	Cr: 42	Ct: 44	Cc: 47	Rh: 62	Sm: 67	Gg: 72
Er: 72	Ne: 76	Gm: 81	Po: 103	El: 103	Ta: 103	Tu: 113
Co: 116	Te: 118	Se: 251				

Tableau N° 53. Noyau périventriculaire postérieur.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Taille cell.</u> Ecart-type	0,0114	0,0575	0,0474
Coeff. corrélation	0,3189	0,8429	0,7947
Constante d'équilibre	0,013	0,061	0,057
<u>Densité cell.</u> Ecart-type	0,1205	0,2978	0,2504
Coeff. corrélation	0,7893	0,7608	0,6509
Constante d'équilibre	0,339	-0,285	-0,247

Indices de relation "Taille cellulaire / Ps":

Ta: 88	Er: 95	Se: 95	Co: 97	Rh: 99	Sa: 99	Tu: 100
Po: 103	Ne: 106	Cr: 106	Gm: 108	Sm: 108	Cc: 110	Ct: 110
Te: 111	Gg: 115	El: 117				

Indices de relation "Densité cellulaire cubique / Ps":

Ne: 23	Sm: 23	Gm: 41	Ct: 44	Sa: 51	Cc: 54	Cr: 67
El: 71	Te: 72	Rh: 92	Gg: 98	Ta: 118	Co: 118	Po: 139
Se: 150	Tu: 158	Er: 199				

Tableau N° 54. Noyaux tubériens.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Volume nucl.</u> Ecart-type	0,1521	0,5021	0,4421
Coeff. corrélation	0,8304	0,9854	0,9080
Constante d'équilibre	0,451	0,622	0,608

Indices de relation "Volume / Ps":

Co: 67	Sm: 77	Po: 86	Ta: 98	Cr: 98	Er: 99	Te: 105
Ne: 110	Sa: 116	Ct: 119	Rh: 125	Se: 139	Cc: 170	El: 211
Tu: 253	Gm: 258	Gg: 279				

NUCLEUS (AREA) PERIVENTRICULARIS POSTERIOR (pp)

Terme assez largement adopté, sauf :

- Corpus mamillare, pars ventralis : Tsai, 1925 a.
- Nucleus periventricularis posterior, pars ventralis : Gurdjian, 1927.
- Nucleus mamillaris ventralis : Warner, 1929.
- Nucleus arcuatus hypothalami (pro parte) : Krieg, 1932 et 1948.
- Nucleus premamillaris ventralis (pro parte) : Bodian, 1939.
- Nucleus medialis postremus : J. Rose, 1940.
- Nucleus periventricularis inframamillaris : Diepen, 1941.
- Nucleus paraforncialis ventromedialis : Brockhaus, 1942.
- Noyau inframamillaire : Mosinger, 1950.
- Nucleus infundibularis (pro parte) : Wahren, 1957.
- Nucleus mamillaris posterior : de Groot, 1959.

Les résultats de l'analyse quantitative sont donnés dans le tableau n° 53.

Les cellules du noyau périventriculaire postérieur ont pour tailles extrêmes 4 et 14 μ — moyennes spécifiques : 6,43 μ (*S. araneus*) à 9,64 μ (*Tenrec*) — et sont donc de même taille que celles du noyau dorsomédial. La densité cellulaire varie de 9.520 cellules par mm² (*C. russula*) à 2.220 cellules (*Tenrec*). L'encombrement cellulaire est maximum chez *C. russula* (45,2 %), minimum chez *Tenrec* (20,4 %). Il est donc un peu plus élevé que celui du noyau dorsomédial. Enfin le nombre de cellules est bien plus réduit : il varie de 2.200 chez *S. minutus* à 48.000 chez *Galago*.

Les cellules sont en tous points semblables à celles du noyau dorsomédial, généralement ovales, mais l'agencement en paquets isolés est bien moins net, par suite sans doute d'une plus grande pauvreté en fibres (Fig. 72 f ; *Elephantulus*).

DISCUSSION

Les trois derniers noyaux sont très proches histologiquement, le mieux défini étant le noyau ventromédial, à cellules plus grosses, toujours éloigné de la lumière ventriculaire ; les deux autres, plus ou moins confondus sur une certaine portion, sont juxtaventriculaires, soit dorsalement (noyau dorsomédial), soit autour du réces-

sus mamillaire (noyau périventriculaire postérieur). Ces trois noyaux tubériens ont été groupés pour en faire l'analyse volumétrique (tableau n° 54).

Les résultats ne concordent vraiment ni avec ceux tirés de l'étude du noyau infundibulaire, ni avec ceux du volume hypophysaire. Ils n'en sont pas fondamentalement éloignés, mais on note une tendance nette des espèces fortement céphalisées à y montrer des indices de relation élevés. La non concordance de ces noyaux avec les variations hypophysaires n'a rien d'étonnant : les noyaux tubériens ne sont pas, à l'inverse des noyaux neurosécrétoires ou infundibulaires, liés surtout à l'hypophyse ; les principales connexions de ces noyaux semblent être le système de fibres périventriculaires, le faisceau télencéphalique médial et la strie terminale ⁽¹⁴⁾. Ce sont donc des centres olfactifs indirects ; la pathologie humaine (Kuhlenbeck et Haymaker, 1949) semble y voir le centre de l'équilibre adipososexuel, et cette fonction s'accorde volontiers avec l'arrivée d'influx olfactifs intégrés. Mais on ne peut observer chez les Insectivores de parallélisme entre le développement des centres olfactifs et celui du Tuber (sauf, à la rigueur, chez *Potamogale*, seule espèce à tendance microsmatique légère). On ne peut que noter une amélioration constante, dans la lignée Insectivores-Primates, de ces centres effecteurs liés à la sphère génitale.

F) REGION MAMILLAIRE

On peut aisément la subdiviser en corps mamillaire proprement dit et région juxtamamillaire, organisée autour du premier, et qui comporte les noyaux prémamillaire et supramamillaire, parvocellulaires, et le noyau paramamillaire (= intercalaire), magnocellulaire.

NUCLEUS (AREA) PREMAMILLARIS (pM)

Terme assez généralement utilisé ⁽¹⁵⁾, sauf :

— Nucleus premamillaris dorsalis + ventralis : Gurdjian, 1927 ;

⁽¹⁴⁾ On peut se reporter à l'étude menée par Adey et Meyer (1952) sur les afférences amygdaliennes au noyau ventromédial.

⁽¹⁵⁾ Il semble qu'il existe chez certaines espèces deux condensations cellulaires méritant le nom de noyaux prémamillaires ; mais certains auteurs ont cherché à identifier ces deux noyaux chez des espèces qui ne possèdent, de façon évidente, qu'une seule condensation cellulaire.

Papez et Aronson, 1934 ; Koikegami, 1938 a et b ; Mosinger, 1950 ; Raths, 1953.

- Nucleus premamillaris, pars dorsalis : Chu, 1932 a.
- Nucleus premamillaris ventralis : Krieg, 1932 ; de Groot, 1959.
- Nucleus premamillaris dorsalis : Bodian, 1939 ; Gomez-Bosque et coll., 1959.
- Nucleus tuberis medialis : Brockhaus, 1942.

Le noyau prémamillaire n'est pas nettement individualisé chez toutes les espèces ; aussi ne sont donnés que les indices de relation calculés avec les constantes d'équilibre habituelles.

Indices de relation « Taille cellulaire / Ps » :

Gm : 78	Ta : 84	Po : 93	Co : 93	Rh : 96	Er : 100	Cc : 102
Sm : 103	Gg : 109	El : 110	Cr : 110	Sa : 111	Tu : 114	

Indices de relation « Densité cellulaire cubique / Ps » :

Cc : 53	Gm : 56	Sa : 65	Cr : 66	Sm : 69	El : 89	Po : 107
Ta : 109	Rh : 121	Er : 133	Gg : 138	Co : 159	Tu : 208	

Les cellules du noyau prémamillaire ont pour tailles extrêmes 5 et 15 μ , les moyennes spécifiques variant de 6,84 μ (*Galemys*) à 10,70 μ (*Tupaia*) ; cette taille est supérieure à celle des noyaux dorsomédial-périventriculaire postérieur, très légèrement inférieure à celle du noyau ventromédial. La densité cellulaire varie de 6.340 cellules par mm² chez *S. minutus* à 1.510 cellules chez *Potamogale*. L'encombrement cellulaire est exceptionnel chez *Tupaia* : 44,1 %, mais varie par ailleurs entre 36,8 % (*S. minutus*) et 14,0 % chez *Potamogale*.

Les cellules sont très pauvres en cytoplasme, avec de très rares prolongements visibles ; le caryon sphérique, à gros nucléole, est très clair ; le cytoplasme, réduit, très clair, ne contient pas de grains visibles. Les cellules, ovales ou piriformes, sont dispersées de façon assez régulière ; on note de nombreux capillaires (Fig. 73 a ; *Talpa*).

NUCLEUS PARAMAMILLARIS (= INTERCALATUS, Int)

Terme dû à Malone (1910), qui a donné lieu à une des confusions de nomenclature les mieux entretenues. Le nom de noyau intercalaire a été donné par Malone à une condensation de cellules

situées entre le corps mamillaire et la portion caudale du noyau tubéromamillaire, appelée noyau mamillaire latéral par von Gudden. Le noyau intercalaire de Malone, décrit chez l'Homme, correspond au noyau mamillaire latéral actuel. La confusion, due au fait que les auteurs ont donné ce nom de noyau intercalaire soit au noyau mamillaire latéral actuel, soit au noyau mamillaire latéral de von Gudden, provient en partie de Malone lui-même qui, tant dans l'illustration que dans le texte, a insisté sur la grande taille des cellules de ce noyau. Quelques pages plus loin, il précise toutefois « ces cellules ne sont pas si grandes que celles du noyau tubéromamillaire ». Elles ont en réalité la taille des cellules du noyau mamillaire médial, mais sont plus intensément colorées.

Avec Diepen (1962), je crois donc bon de ne pas retenir la dénomination de noyau mamillaire latéral de von Gudden pour la portion caudale du noyau tubéromamillaire, ni celle de noyau intercalaire de Malone pour le noyau mamillaire latéral. La meilleure solution consiste à abandonner le terme du noyau intercalaire qui désigne, d'un auteur à l'autre, des formations différentes. Diepen (1962) utilise la périphrase « *N. tuberomamillaris, pars caudalis* ou *pars paramamillaris* » ; je crois préférable d'introduire le terme de *N. paramamillaris*, court, encore inutilisé, et qui a l'avantage de comporter une précision topographique. Synonymes :

- *Nucleus intercalatus* (Malone, 1910) : Friedemann, 1912 ; Grünthal, 1929, 1930 et 1931 ; Howe, 1933 ; Laruelle, 1934 ; Crouch, 1934 a ; Le Gros Clark, 1936 et 1938 ; Koikegami, 1938 a et b ; Solnitzky, 1939 ; Diepen, 1941 ; Brockhaus, 1942 ; Feremutsch, 1948 et 1953 ; Campbell et Ryzen, 1953 ; Wahren, 1957 et 1959 ; Bauchot, 1959.
- *Ganglion laterale corporis mamillaris* (von Gudden) : Neiding, 1911.
- *Nucleus mamillaris lateralis* : Gurdjian, 1927 ; Papez, 1932 ; Krieg, 1932 et 1948 ; Papez et Aronson, 1934 ; Roussy et Mosinger, 1934 ; Atlas et Ingram, 1937 a ; Ingram, 1940 ; Rioch et coll., 1940 ; Jessup et Shanklin, 1940 ; J. Rose, 1940 ; Kühlenbeck et Haymaker, 1949 ; Mosinger, 1950 ; Rath, 1953 ; de Groot, 1959.
- Noyau magnocellulaire du corps mamillaire : Nicolesco et Nicolesco, 1929.
- *Nucleus mamillaris basalis* : M. Rose, 1935.

- Nucleus premamillaris ventralis : Gomez-Bosque et coll., 1959.
 — Nucleus tuberomamillaris, pars inframamillaris : Dellmann, 1959.

Pour les raisons exposées précédemment, seuls sont donnés les indices de relation.

Indices de relation « Taille cellulaire / Ps » :

Ta : 71	Sm : 74	Sa : 91	Po : 92	El : 95	Ct : 96	Cc : 97
Er : 97	Rh : 99	Tu : 111	Gg : 111	Gm : 112	Cr : 125	Co : 142

Indices de relation « Densité cellulaire cubique / Ps » :

Gm : 30	Cr : 32	Co : 36	Cc : 56	Sa : 74	Rh : 76	Gg : 112
Er : 117	Tu : 120	Ct : 137	El : 138	Sm : 161	Ta : 178	Po : 316

Les cellules du noyau paramamillaire ont pour tailles extrêmes 5 et 21 μ , les moyennes spécifiques variant de 6,60 μ (*S. minutus*) à 14,30 μ (*C. occidentalis*) ; ce sont donc de grosses cellules. La densité cellulaire, difficile à évaluer, car ce noyau est d'assez petite taille, oscille entre 7.310 cellules par mm² (*S. minutus*) et 870 cellules chez *Rhynchocyon*. L'encombrement cellulaire est maximum chez *S. minutus* (31,4 %), (minimum chez *Rhynchocyon* (12,5 %).

Bien que de grande taille (notamment chez *Crociodura*, où ce caractère semble être générique ; on y observe d'ailleurs corrélativement une diminution de densité cellulaire), les cellules du noyau paramamillaire ne sont pas de type neurosécrétoire. Ce sont de grosses cellules aux formes les plus diverses : ovales à polygonales, avec un ou deux prolongements visibles par cellule ; le caryon est rond, uniformément sombre, et contient un nucléole ; le cytoplasme est très abondant et comporte une fine poussière de granulations très sombres qui remplit toute la place disponible. Les cellules sont disposées anarchiquement (Fig. 73 b ; *Rhynchocyon*).

NUCLEUS TUBEROMAMILLARIS (TMm)

Ce noyau n'est pas différencié chez les Insectivores ; il n'a été rencontré que chez *Tupaia* et *Galago*, et se développe largement

chez les Primates. Terme dû à Malone ⁽¹⁶⁾, généralement utilisé, sauf :

- Nucleus mamilloinfundibularis : Friedemann, 1912 ; Spiegel et Zweig, 1917 ; Grünthal, 1929 et 1931 ; Diepen, 1941 ; Fere-mutsch, 1948, 1953 et 1957.
- Noyau ventral du Tuber cinereum : Nicolesco et Nicolesco, 1929.
- Nucleus mamillaris prelateralis : Krieg, 1932.
- Noyau tubéromamillotrigonal : Laruelle, 1934.
- Noyau hypothalamomamillaire : Roussy et Mosinger, 1934 et 1935 a ; Mosinger, 1950.
- Nucleus hypothalamicus lateralis : Le Gros Clark, 1938.
- Nucleus hypothalamicus ventrolateralis : Solnitzky, 1939.
- Nuclei tuberis laterales ; Campbell et Ryzen, 1953.

Le noyau tubéromamillaire est trop diffus pour qu'on puisse en calculer la densité ; la taille cellulaire est supérieure à celle du noyau paramamillaire. 35 cellules mesurées chez *Tupaia* ont des tailles variant de 10 à 18 μ , et une moyenne de 14,23 μ (moyenne pour le noyau paramamillaire : 12,46 μ). La cytologie de ces cellules est en tous points semblable à celle du noyau paramamillaire (Fig. 73 c ; *Galago*).

NUCLEUS (AREA) SUPRAMAMILLARIS (SM)

Terme dû à Neiding (1911), universellement adopté, sauf :

- Nucleus perimamillaris : J. Rose, 1940.
- Nucleus paraformicalis ventrolateralis : Brockhaus, 1942.
- Nucleus mamillaris dorsalis (pro parte) : Wahren, 1957.

Les résultats de l'analyse quantitative sont donnés dans le tableau n° 55.

Les cellules du noyau supramamillaire ont pour tailles extrêmes 4,5 et 15 μ — moyennes spécifiques variant de 5,84 μ (*S. minutus*) à 10,95 μ (*Tupaia*) — ; ces cellules sont de la taille des cel-

⁽¹⁶⁾ Malone avait proposé auparavant le terme de « N. infundibulomamillaris » ; mais ce noyau n'a pas de rapports avec l'infundibulum ; certains auteurs considèrent comme synonymes le noyau tubéromamillaire et l'aire hypothalamique latérale, alors que l'un est contenu dans l'autre ; enfin, il ne faut pas confondre ce noyau avec les Nuclei tuberis laterales, caractéristiques des Primates supérieurs, puisqu'on ne les trouve pas chez les Lémuriens.

lules prémamillaires plus que paramamillaires, mais une des raisons provient de ce qu'elles sont toutes orientées parallèlement aux fibres supramamillaires. La mesure du plus petit diamètre conduit à sous-estimer légèrement la taille de ces cellules. La densité cellulaire varie de 6.070 cellules par mm² chez *S. minutus* à 700 cellules chez *Tupaia* ; l'amplitude de variation est donc grande et se retrouve dans l'encombrement cellulaire : il passe de 32,7 % chez *C. russula* à 8,4 % chez *Tupaia*.

Les cellules rappellent par leurs caractères cytologiques un peu celles du noyau paramamillaire. Fusiformes, sans prolongements cellulaires fréquents, elles comportent un caryon ovale, clair, et un cytoplasme assez abondant, très sombre, et uniformément teinté. Les cellules sont disposées en lits parallèles (Fig. 73 d ; *Talpa*).

DISCUSSION

Les condensations cellulaires au contact du corps mamillaire sont diverses ; noyau paramamillaire, groupe plus dense de cellules tubéromamillaires postérieures, noyau prémamillaire, condensation banale au sein de l'aire infundibulaire, noyau supramamillaire enfin, différenciation de l'aire hypothalamique dorso-caudale au contact des commissures supramamillaires, dont il constitue un noyau interstitiel, et dont les caractères histologiques semblent être intermédiaires entre ceux des noyaux pré- et paramamillaire. On ne sait rien de précis sur les fonctions de ces noyaux ⁽¹⁷⁾, mais les physiologistes semblent y voir (Morgan, 1930) un centre de régulation thermique. J'ai groupé ces noyaux pour en analyser le volume (tableau n° 56).

Le classement respecte l'ordre « espèces primitives - espèces évoluées », et situe les semi-aquatiques en bonne place (*Neomys* : i. r. = 185 pour *S. araneus* : i. r. = 117 ; *Potamogale* : i. r. = 143 pour *Setifer* : i. r. = 43 ; *Galemys* : i. r. = 429 pour *Talpa* : i. r. = 188). Par ailleurs, les Insectivores à piquants sont groupés en tête. Ces deux faits, semi-aquatiques à noyaux très développés,

⁽¹⁷⁾ Les nombreuses expériences faites dans cette région, qui consistent surtout en excitations électriques (réponses viscérales), sont si peu précises qu'il n'est même pas possible, le plus souvent, de savoir si la zone excitée est diencéphalique ou mésencéphalique.

trichophores à noyaux réduits, s'accordent avec une intervention de ces noyaux dans la régulation thermique ⁽¹⁸⁾.

CORPUS MAMILLARE (C Mam)

Pour les raisons déjà données à propos du noyau paramamillaire, une grande confusion de nomenclature existe dans cette région. La synonymie du corps mamillaire est également troublée par le fait que certains auteurs ont distingué, en particulier dans le noyau mamillaire médial, de nombreuses subdivisions. Ces dernières ne sont pas constantes chez les Insectivores (ou plutôt, le noyau mamillaire médial tend à se simplifier quand croît le degré d'évolution), si bien que chacun des deux noyaux est considéré comme une unité. Parmi les auteurs qui n'ont pas subdivisé le corps mamillaire proprement dit (CM m + CM l), citons :

- Ganglion mediale corporis mamillaris : Neiding, 1911.
- Corpus mamillare : Friedemann, 1912 ; Grünthal, 1929.
- Nucleus medialis corpus mamillaris : Howe, 1933.
- Noyau mamillaire interne : Roussy et Mosinger, 1934.
- Nucleus mamillaris medialis : Rath, 1953 ; Sawyer et coll., 1954 ; de Groot, 1959.
- Nucleus corporis mamillaris : Gomez-Bosque et coll., 1959.

NUCLEUS MAMILLARIS LATERALIS (CM l)

Terme généralement utilisé, sauf :

- Noyau mamillaire externe : Ramon y Cajal, 1909.
- Nucleus intercalatus : Malone, 1910 ; Rioch, 1929 ; Papez et Aronson, 1934 ; Ingram, 1940 ; Rioch et coll., 1940 ; Kuhlenbeck et Haymaker, 1949.
- Corpus mamillare, pars lateralis : Tsai, 1925.
- Nucleus mamillaris medialis, pars lateralis : Gurdjian, 1927 ; Krieg, 1932 et 1948 ; Atlas et Ingram, 1937 a.

⁽¹⁸⁾ Les animaux aquatiques, vivant dans un milieu très conducteur, et les animaux trichophores, qui maintiennent au contact de leur corps un matelas d'air protecteur, sont à l'opposé les uns des autres dans les processus de déperdition de chaleur. Les centres régulateurs doivent être plus développés chez les premiers que chez les seconds

Tableau N° 55. Noyau supramamillaire.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Taille cell.</u> Ecart-type	0,0462	0,0744	0,0658
Coeff. corrélation	0,9001	0,9104	0,6770
Constante d'équilibre	0,149	0,085	0,067
<u>Densité cell.</u> Ecart-type	0,1664	0,4167	0,3799
Coeff. corrélation	0,9071	0,9229	0,7860
Constante d'équilibre	-0,536	-0,483	-0,452

Indices de relation "Taille cellulaire / Ps":

Sm: 87	Rh: 87	Te: 91	Sa: 97	Ta: 100	Co: 102	Cr: 104
Ct: 108	Er: 108	Po: 109	Se: 110	Cc: 115	Gm: 117	Gg: 120
El: 120	Ne: 127	Tu: 128				

Indices de relation "Densité cellulaire cubique / Ps":

Tu: 20	Ct: 23	Ne: 51	Se: 52	Cc: 55	Ta: 69	Gm: 71
El: 75	Sm: 82	Gg: 85	Co: 85	Sa: 85	Er: 101	Po: 105
Cr: 122	Rh: 132	Te: 205				

Tableau N° 56. Noyaux juxta-mamillaires.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Volume nucl.</u> Ecart-type	0,1376	0,3667	0,4078
Coeff. corrélation	0,9836	0,8494	0,7786
Constante d'équilibre	0,484	0,392	0,481

Indices de relation "Volume / Ps":

Te: 29	Se: 43	Er: 90	Cr: 102	Co: 105	Sa: 117	El: 125
Sm: 126	Po: 143	Ct: 160	Gg: 169	Ne: 185	Ta: 188	Cc: 189
Rh: 220	Tu: 232	Gm: 429				

Tableau N° 57. Noyau mamillaire latéral.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Volume nucl.</u> Ecart-type	0,2349	0,4177	0,5174
Coeff. corrélation	0,9043	0,7038	0,6399
Constante d'équilibre	0,759	0,370	0,502
<u>Taille cell.</u> Ecart-type	0,0330	0,0421	0,0542
Coeff. corrélation	0,4741	0,0987	0,3722
Constante d'équilibre	0,056	0,005	0,031
<u>Densité cell.</u> Ecart-type	0,2452	0,3497	0,3009
Coeff. corrélation	0,8545	0,8037	0,7745
Constante d'équilibre	-0,750	-0,353	-0,353

Indices de relation "Volume / Ps":

Te: 27	Se: 34	Er: 36	Ct: 49	Sa: 58	Cc: 68	Po: 72
Sm: 80	Co: 105	Cr: 109	Ne: 127	Gm: 198	Rh: 214	El: 339
Ta: 352	Gg: 409	Tu: 639				

Indices de relation "Taille cellulaire / Ps":

Te: 77	Se: 84	Ta: 89	Gm: 90	Er: 97	Po: 104	Ct: 108
Ne: 108	Cr: 108	Co: 109	Sm: 109	El: 110	Rh: 111	Cc: 117
Tu: 125	Gg: 125	Sa: 127				

Indices de relation "Densité cellulaire cubique / Ps":

Sa: 36	Ct: 42	Co: 50	Se: 53	El: 54	Gg: 60	Rh: 63
Cc: 69	Ne: 70	Cr: 77	Sm: 79	Tu: 97	Er: 101	Gm: 123
Ta: 134	Po: 208	Te: 268				

- Nucleus mamillaris, pars lateralis : Suzuki, 1936 ; Bodian, 1939.
- Nucleus magnocellularis corporis mamillaris, pars lateralis : Koikegami, 1938 a.
- Nucleus mamillaris anterior : J. Rose, 1940.
- Nucleus mamillaris mediocellularis : Brockhaus, 1942.
- Noyau mamillaire intermédiaire : Mosinger, 1950.
- Nucleus mamillofornicalis : Dellmann, 1959.

Les résultats de l'analyse quantitative sont donnés dans le tableau n° 57.

Les cellules du noyau mamillaire latéral ont pour tailles extrêmes 4 et 16 μ , et sont donc très variables. Les moyennes spécifiques passent de 7,17 μ (*Galemys*) à 10,76 μ (*Tupaia*). Les densités cellulaires sont maximum chez *S. minutus* : 8.000 cellules par mm², minimum chez *Rhynchocyon* : 1.350 cellules par mm². L'encombrement cellulaire varie de 43,2 % chez *S. minutus* à 9,1 % chez *Setifer*. Le nombre de cellules n'est jamais très élevé : 1.000 cellules environ chez *S. araneus*, *Setifer* ou *Chlorotalpa*, 13.000 chez *Galemys* (*Talpa* avec 26.000 cellules et *Tupaia* avec 35.000 sont exceptionnels).

Les cellules sont multiformes (globuleuses, fusiformes ou triangulaires) avec un prolongement cytoplasmique visible ; le caryon est ovoïde, clair, à petit nucléole ; le cytoplasme est réduit à une mince couche péricaryale et concentré à un pôle ; il y a peu ou pas de granulations colorables. Les cellules sont groupées en « files » aux directions les plus variées, dues à des entrecroisements de fibres (Fig. 73 e ; *Talpa*).

NUCLEUS MAMILLARIS MEDIALIS (CM m)

Terme généralement adopté (mais le plus souvent avec des subdivisions très complexes), sauf :

- Corpus mamillare, mediale ganglion : Ganser, 1882.
- Noyau mamillaire interne : Ramon y Cajal, 1909 ; Roussy et Mosinger, 1935 a.
- Corpus mamillare, pars medialis : Tsai, 1925.
- Nucleus mamillaris internus : Suzuki, 1936.
- Nucleus magnocellularis corporis mamillaris, pars medialis : Koikegami, 1938 a.

- Nucleus basalis : J. Rose, 1940.
- Nucleus mamillaris magnocellularis + parvocellularis + cinereus : Brockhaus, 1942.
- Noyau mamillaire médian : Diepen et coll., 1956.
- Nucleus mamillaris ventralis : Wahren, 1957.
- Nucleus corporis mamillaris : Dellmann, 1959.

Les résultats de l'analyse quantitative sont donnés dans le tableau n° 58.

Les cellules du noyau mamillaire médian ont pour tailles extrêmes 5 et 14 μ ; les moyennes spécifiques varient de 7,28 μ (*C. occidentalis*) à 11,15 μ (*Galago*), et sont donc légèrement supérieures à celles du noyau mamillaire médial. La densité cellulaire est par contre sensiblement égale : 8.550 cellules par mm² chez *S. minutus* à 1.410 cellules chez *Tenrec*. L'encombrement cellulaire est maximum chez *S. minutus* (45,3 %), minimum chez *Tenrec* (9,9 %). Le nombre de cellules oscille entre 6.600 (*Tenrec*) et 47.000 (*Potamo-gale*) ⁽¹⁹⁾.

Les cellules sont globuleuses, rarement piriformes, sans prolongements visibles ; le caryon, ovoïde, clair, est entouré d'une « coque » de cytoplasme uniformément sombre. Les cellules sont disposées sans ordre (Fig. 73 f ; *Chlorotalpa*).

DISCUSSION

Il ne semble pas y avoir de grandes différences fonctionnelles entre les deux noyaux mamillaires : tous deux ont une histologie comparable, et les caractères cytologiques sont voisins. Les auteurs s'accordent sur le fait que le fornix parvient aux deux noyaux, et la seule controverse concerne l'origine du tractus mamillothalamique ⁽²⁰⁾.

L'analyse quantitative du volume du corps mamillaire dans son ensemble donne les résultats mentionnés dans le tableau n° 59.

On peut déduire de ces listes que le corps mamillaire est une formation « évolutive » chez les Insectivores, petit chez les espèces

⁽¹⁹⁾ Powell, Guillery et Cowan (1957) donnent les nombres suivants :
 Rat : 37.000 Lapin : 118.000 Chat : 80.000
 Macaque : 75.000 Homme : 389.000

⁽²⁰⁾ La controverse tient surtout aux divergences de nomenclature. Il semble établi aujourd'hui que le faisceau de Vicq d'Azyr prend naissance dans les deux noyaux, et non dans le seul noyau mamillaire médial.

Tableau N° 58. Noyau mamillaire médial.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Volume nucl.</u> Ecart-type	0,0769	0,3621	0,4211
Coeff. corrélation	0,9436	0,8625	0,7820
Constante d'équilibre	0,259	0,393	0,499
<u>Taille cell.</u> Ecart-type	0,0196	0,0357	0,0494
Coeff. corrélation	0,1557	0,7937	0,4257
Constante d'équilibre	-0,011	0,036	0,032
<u>Densité cell.</u> Ecart-type	0,1319	0,4180	0,3546
Coeff. corrélation	0,3891	0,9637	0,8191
Constante d'équilibre	-0,180	-0,506	-0,440

Indices de relation "Volume / Ps":

Te: 26	Er: 68	Co: 76	Se: 97	Cr: 97	Sa: 117	Sm: 135
Ne: 138	Ct: 149	Po: 158	Cc: 172	Ta: 184	El: 211	Rh: 215
Tu: 223	Gm: 354	Gg: 364				

Indices de relation "Taille cellulaire / Ps":

Rh: 81	Te: 87	Po: 95	Se: 95	Co: 95	Er: 97	Ta: 100
Cc: 103	Ct: 103	Cr: 104	El: 105	Ne: 107	Sm: 108	Sa: 114
Gm: 115	Tu: 125	Gg: 136				

Indices de relation "Densité cellulaire cubique / Ps":

Gm: 28	Gg: 42	Ct: 52	Tu: 56	Cr: 68	Cc: 73	Sa: 74
Ne: 75	El: 78	Ta: 88	Se: 89	Te: 96	Sm: 101	Er: 113
Po: 114	Co: 171	Rh: 259				

Tableau N° 59. Corps mamillaire.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Volume nucl.</u> Ecart-type	0,0946	0,3648	0,4294
Coeff. corrélation	0,9933	0,8514	0,7706
Constante d'équilibre	0,336	0,390	0,501

Indices de relation "Volume / Ps":

Te: 27	Er: 62	Co: 81	Se: 87	Cr: 99	Sa: 107	Sm: 125
Ct: 133	Ne: 135	Po: 143	Cc: 155	Ta: 212	Rh: 215	El: 233
Tu: 292	Gm: 328	Gg: 371				

Nombre de cellules (10^{-3}):

Te: 11	Cr: 18	Ct: 19	Sa: 20	Se: 22	Er: 22	Ne: 28
Sm: 32	Cc: 32	Co: 33	Gm: 37	El: 49	Gg: 51	Rh: 54
Po: 56	Ta: 65	Tu: 66				

primitives, plus développé chez les *Talpidae*, *Macroscelididae* et *Lémuriens* (Fig. 35). Les espèces semi-aquatiques sont favorisées par rapport aux terrestres, mais plus en volume qu'en nombre de cellules. Les indices de relation montrent qu'il existe une étroite parenté entre le corps mamillaire total et le noyau médial, alors que le noyau mamillaire latéral diffère assez, tout en rangeant néanmoins espèces primitives et évoluées dans les mêmes positions réciproques. Le premier point s'explique par le fait que

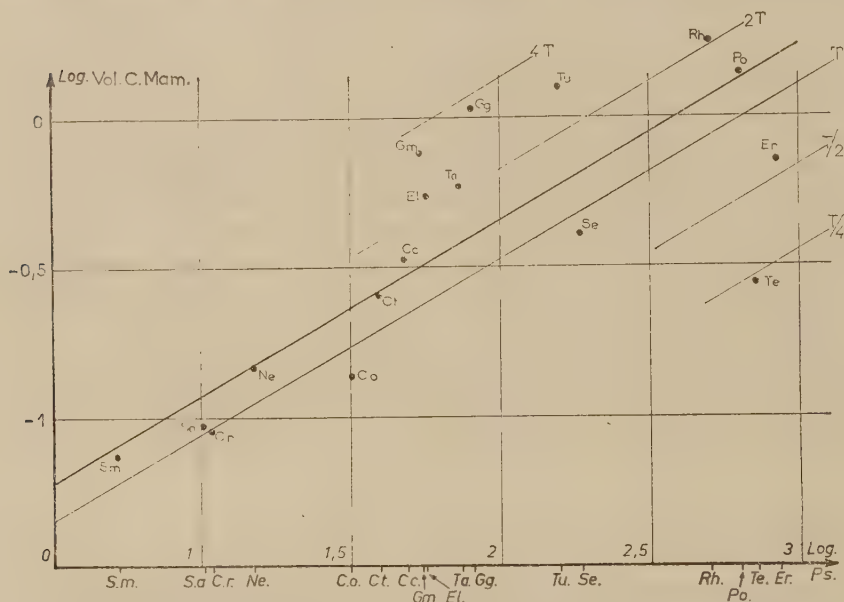


Fig. 35. — Relation « Volume du corps mamillaire / Poids somatique ». Coordonnées logarithmiques.

le noyau mamillaire médial, aussi bien pour le volume que pour le nombre de cellules, représente environ 80 % du corps mamillaire tout entier ; leurs variations sont donc parallèles. Quant au noyau mamillaire latéral, ses coefficients de corrélation « Volume par rapport au poids somatique » sont très faibles, et on peut se demander si ce noyau, dont la différenciation est incontestable chez quelques espèces (*Talpidae*), est bien individualisé chez d'autres. L'inconstance des subdivisions architectoniques du corps mamillaire, et du noyau médial en particulier, la grande variabilité du noyau mamillaire latéral sont deux faits qui militent en faveur de l'unité fonctionnelle du corps mamillaire.

V. — CONCLUSIONS

A) TAILLE CELLULAIRE

La moyenne générale, pour l'ensemble des 17 espèces, de la taille cellulaire de chacun des différents noyaux diencéphaliques permet de les classer en magno- et parvocellulaires. Dans la liste donnée ci-dessous, les noyaux sont ordonnés en tailles cellulaires croissantes ; de plus, les noyaux épithalamiques et thalamiques sont *en italiques* :

Sch pp Hm DM Hl Inf GL v CM m CM l SM Nist
PT-P VM Re Ce m-PCe-Ce l ZI Sth Pf-Spf Pa CM Rt
Dc Int Pv Av GL d Am Ad Pt Dim GM Do M Vo
Vm S.II Vim Vic.

Les noyaux hypothalamiques ont donc les tailles cellulaires les plus faibles, et, parmi eux, surtout les formations paraventriculaires : noyaux suprachiasmatique, périverriculaire postérieur, dorsomédial et infundibulaire ; les noyaux hypothalamiques magnocellulaires : supraoptique, paraventriculaire et paramillaire, sont comparables aux noyaux thalamiques.

Les noyaux thalamiques sont de taille cellulaire plus élevée, à l'exception des noyaux épithalamiques, puis des formations que leur présence chez les Vertébrés non mammaliens permet de considérer comme phylogénétiquement vieilles : noyau géniculé latéral ventral, pretectum, noyaux médians. Parmi les formations néothalamiques : noyaux antérieurs, dorsaux, géniculés et ventraux, ces derniers sont les plus magnocellulaires de tout le diencéphale. Les formations subthalamiques analysées se situent entre les noyaux thalamiques et hypothalamiques.

On peut faire également, pour chaque espèce, la moyenne des indices de relation « Taille cellulaire par rapport au poids somatique » des noyaux étudiés (puisque la constante d'équilibre est la même pour tous) ; on obtient les indices suivants, permettant d'ordonner les espèces :

Ta : 93,0	Co : 94,5	Te : 95,9	Se : 102,1	Sm : 102,2
Er : 102,4	Cr : 102,5	Gm : 104,5	Rh : 106,0	Ne : 106,5
Sa : 106,8	El : 110,3	Po : 111,4	Tu : 114,2	Gg : 118,2
Ct : 120,3	Cc : 120,5			

Chrysochloridae mis à part, qui ont toujours de grosses cellules, et Talpidae, qui en ont des petites, l'augmentation de taille cellulaire semble liée au degré d'évolution des espèces.

Il est nécessaire toutefois de chercher si, dans ce problème, n'intervient pas directement la taille encéphalique. Pour résoudre cette question ont été choisis les dix noyaux ayant les plus forts coefficients de corrélation « Taille cellulaire par rapport au poids somatique », à savoir, dans l'ordre décroissant :

GM GL v M Hm . SM Inf Hl Av Ce Vc

pour lesquels a été étudiée la relation « Taille cellulaire par rapport au poids encéphalique » (Tableau n° 60).

Les coefficients de corrélation sont à peu près aussi élevés que dans les relations par rapport au poids somatique. La constante d'équilibre moyenne a pour valeur $a = 0,11$. Cette valeur permet de calculer les indices de relation pour chaque noyau, et, à partir de la moyenne de ces indices, de classer les espèces comme précédemment :

Ta : 72,4	Co : 96,5	Rh : 96,5	Gm : 97,5	Gg : 99,6
Se : 99,9	Sa : 100,3	Cr : 101,2	Te : 101,3	Sm : 101,5
El : 102,0	Ne : 103,7	Po : 104,4	Tu : 104,6	Er : 107,7
Ct : 114,3	Cc : 116,8			

Comparée à la précédente, cette liste confirme le caractère parvocellulaire des noyaux diencéphaliques chez les Talpidae, et leur caractère magnocellulaire chez les Chrysochloridae. *Talpa* et *Erinaceus* mis à part, les indices de relation par rapport au poids encéphalique sont plus proches du niveau de référence 100 pour chaque espèce que les indices de relation par rapport au poids somatique. La taille cellulaire est donc une grandeur qui suit la taille encéphalique plutôt que la taille somatique, ce qui n'est pas aussi évident qu'il peut paraître au premier abord. La meilleure grandeur de référence pour l'étude des caractères quantitatifs d'une espèce est en effet sa taille somatique, et il est curieux de constater que les cellules du cerveau ont une taille qui est fonction non de cette taille somatique, mais du seul volume encéphalique. Dès lors, la présence de cellules de grande taille chez les espèces « évoluées » s'explique non par une augmentation intrinsèque de la taille cellulaire, mais par la présence de ces cellules dans un cerveau de plus grandes dimensions.

B) DENSITE CELLULAIRE

La densité cellulaire peut être étudiée de la même façon que la taille cellulaire, et l'on peut en particulier chercher la moyenne générale, pour l'ensemble des 17 espèces, des densités cellulaires pour chaque noyau, puis classer les noyaux des plus denses aux plus aérés ⁽¹⁾ :

Hm	Sch	pp	DM	Inf	VM	CM l	Nist	CM m	Pa	Hl	Pf
Spf	Pv	PT-P	Ce m	SM	ZI	GL v	Re	Sth	Ad	S.II	Av
PCe-Ce l	CM	Am	Pt	Iv	Rt	GL d	Dc	Vo	GM	Vm	
Do	Dim	M	Vim	Vc.							

Le parallélisme de cette liste avec celle qui a été dressée à partir de la taille cellulaire est évident ; des cellules petites sont groupées de façon dense, des cellules de grande taille sont plus aérées au sein des noyaux ⁽²⁾. On peut affirmer que les formations grises phylogénétiquement vieilles sont à la fois parvo- et pluricellulaires, alors que les formations néothalamiques sont magno- et paucicellulaires.

La moyenne des indices de relation pour chaque espèce pour les 44 noyaux analysés permet de classer ces espèces par ordre de densité croissante :

Ct : 52	Ce : 64	Sa : 79	Gm : 79	Cr : 81	Ne : 82	El : 84
Sm : 89	Gg : 92	Ta : 92	Rh : 101	Se : 102	Tu : 102	Er : 110
Te : 117	Co : 131	Po : 150				

On peut remarquer que les Chrysochloridae, qui ont les cellules les plus grandes, ont également les noyaux les plus aérés ; ce phénomène de compensation joue aussi, mais en sens inverse, pour *Tenrec* et *C. occidentalis*, qui ont des cellules petites groupées de façon dense. Pour analyser ce phénomène de compensation dans chaque espèce, on peut calculer l'indice suivant, qu'on appellera indice d'encombrement cellulaire :

$$E_c = \frac{3 \times \text{i. r. « Taille / Ps »} + \text{i. r. « Densité / Ps »}{4}$$

(1) Dans une étude de la densité cellulaire corticale chez trois espèces (Homme, Chat, Souris), Sholl (1959) montre de même que les densités sont plus voisines pour des aires corticales identiques d'espèces différentes, que pour des aires corticales prises dans la même espèce.

(2) Ce résultat va à l'encontre de l'assertion de Morgan (1930) qui affirmait, d'après l'étude des noyaux tubériens du Chien, qu'une forte densité entraîne une plus grande taille cellulaire.

Indices d' « Encombrement cellulaire » :

Ta : 92,8	Cr : 96,8	Gm : 97,8	Sm : 98,8	Sa : 100,0
Ne : 100,0	Te : 101,2	Se : 102,0	Ct : 103,0	Co : 103,2
El : 103,5	Er : 104,0	Rh : 104,8	Ce : 106,0	Tu : 111,0
Gg : 111,5	Po : 120,8			

Seul *Potamogale* possède à la fois des cellules de taille supérieure à la normale et d'une densité plus forte.

Il ne semble pas que la densité cellulaire puisse être considérée comme l'indice d'un stade évolutif. La taille encéphalique, fonction du degré d'évolution, détermine la taille cellulaire (presque mécaniquement), et cette dernière détermine la densité cellulaire, d'après le principe du phénomène de compensation. L'indice d'encombrement cellulaire respecte dans une large mesure les unités taxonomiques, comme le prouvent les rapprochements suivants :

Chlorotalpa : 103,0 et *Chrysochloris* : 106,0
Talpa : 92,8 et *Galemys* : 97,8
S. minutus : 98,8 *S. araneus* : 100,0 et *Neomys* : 100,0
Elephantulus : 103,5 et *Rhynchocyon* : 104,8
Tenrec : 101,2 et *Setifer* : 102,0

C) NIVEAU FONCTIONNEL MINIMUM

Il reste à aborder le problème soulevé en 1953 par Campbell et Ryzen ; dans l'étude du diencephale de *Sorex cinereus*, ces auteurs ont cherché le minimum de taille encéphalique compatible avec les diverses fonctions nécessaires à la survie d'un Mammifère ; il doit exister en effet, pour chaque fonction, un nombre minimum de cellules au-dessous duquel la fonction cesserait d'être assurée. L'espèce la plus petite à ma disposition, *S. minutus* (poids somatique moyen de 5,3 g) est plus grande que *S. cinereus*, pour laquelle Campbell et Ryzen donnent un poids moyen de 3,5 g ; néanmoins, la comparaison de *S. minutus* avec *S. araneus* (poids somatique = 10,3 g) conduit à des remarques intéressantes.

Les poids encéphaliques (0,10 et 0,19 g) varient du simple au double comme les poids somatiques (5,3 et 10,3 g), et l'on retrouve ce rapport dans la surface corticale totale (35 et 70 mm²). Entre ces deux espèces, poids somatiques, poids encéphaliques et aires corticales sont donc isométriques. Cette isométrie défavorise *S. minutus*, non seulement dans l'indice de relation « Poids encé-

phalique par rapport au poids somatique » (i. r. = 84 alors qu'il est de 103 chez *S. araneus*), mais dans la plupart des relations « Volume nucléaire par rapport au poids somatique », à quelques exceptions près (ganglion géniculé latéral, noyaux hypothalamiques neurosécrétoires ou corps mamillaire). Il existe donc ailleurs une compensation effective permettant à *S. minutus* de posséder des niveaux fonctionnels suffisants, puisque l'indice d'encombrement cellulaire est normal ($E_c = 98,8$). Cette compensation peut se faire de deux façons :

1) Sur la taille cellulaire d'abord. Les cellules de *S. minutus* (i. r. = 102,2) sont plus petites que celles des deux autres Soricinae (i. r. = 106,5 et 106,8). Mais cette différence est faible et laisse *S. minutus* à un niveau normal (celui de *Setifer* ou d'*Erinaceus*) ; la diminution de taille cellulaire n'est donc pas le phénomène correcteur.

2) Sur la densité cellulaire ensuite. Les différences dans les indices de relation sont plus marquées (Sm : 89 Ne : 82 et Sa : 79). C'est donc par ses plus fortes densités cellulaires que *S. minutus* compense l'insuffisance de taille de son encéphale. Ce phénomène compensateur joue de façon satisfaisante puisque, pour un poids encéphalique environ moitié, le nombre de cellules diencéphaliques passe de 743.000 chez *S. araneus* à 607.000 chez *S. minutus* ; ce nombre n'est guère moins élevé que celui de *Chlorotalpa* (639.000), de poids somatique nettement supérieur.

L'étude des petits Soricinae permet donc moins de savoir jusqu'à quelle taille minimum les cellules restent fonctionnelles que de chercher jusqu'à quelle densité maximum les phénomènes de fonction nerveuse et de nutrition tissulaire sont compatibles. La plus forte densité observée est celle du noyau habénulaire médial de *S. minutus* : 1.260.000 cellules par mm^3 . En prenant pour volume cellulaire le cube de la dimension linéaire mesurée, chaque cellule a un volume moyen de $422 \mu^3$, et l'ensemble des neurones occupe 53,2 % du volume total du noyau. Dans ce cas extrême, la moitié de la place disponible appartient aux neurones fonctionnels ; l'autre moitié est occupée par les fibres de passage, les cellules névrogliales et les capillaires sanguins. Ces nombres ne prennent toute leur valeur que si on les compare à l'Insectivore de taille somatique la plus grande : *Erinaceus*. Le noyau habénulaire médial contient 67.000 cellules par mm^3 , chaque cellule a un volume moyen

de $1.816 \mu^3$, et les neurones occupent au total seulement 12 % de la place disponible. *S. minutus* parvient donc à « loger » quatre fois plus de neurones dans le même volume que *Erinaceus*, non pas tant en diminuant la taille de ces cellules qu'en augmentant considérablement leur densité, et parvient ainsi à conserver un « niveau fonctionnel minimum » satisfaisant, c'est-à-dire un nombre de cellules total peu différent de ceux des autres Musaraignes.

TROISIEME PARTIE

ANALYSE FONCTIONNELLE

I. — PRINCIPE ET METHODES D'ETUDE

A) BUT POURSUIVI

Une étude d'anatomie comparée faite sur un grand nombre d'espèces taxonomiquement voisines, mais différant assez fortement par leur biologie, est assimilable à l'analyse d'expériences naturelles, dont le chercheur peut essayer de tirer le meilleur parti. C'est pourquoi ont été entreprises les analyses quantitatives qui permettent de rechercher, pour chaque noyau diencéphalique, les espèces chez lesquelles il est fortement développé, et celles chez lesquelles il est réduit, quand on utilise comme valeur de référence le poids somatique.

On peut envisager une autre série d'études quantitatives, analogues dans leur principe mathématique, mais qui fourniront des résultats fort différents ; il s'agit, entre deux séries de valeurs (masses nucléaires, ou masse nucléaire et surface corticale), de déterminer la valeur du coefficient de corrélation. Il n'est évidemment pas possible de dire qu'un coefficient élevé fournira la preuve formelle qu'il existe des connexions entre les deux séries ; il faudra comparer les corrélations multiples qui unissent un noyau diencéphalique donné aux diverses surfaces corticales, ou à d'autres masses nucléaires, et en déterminer les plus étroites.

B) METHODES D'ETUDE

Les calculs seront conduits, comme précédemment, en coordonnées logarithmiques. Une étude théoriquement irréprochable consisterait à calculer, pour chaque noyau diencéphalique, toutes les corrélations possibles, afin d'en rechercher les plus étroites ; une calculatrice électronique serait nécessaire, car cette étude suppose le calcul minimum de 500 à 600 relations, à répéter pour chacun des 50 noyaux diencéphaliques. Il faudrait de plus entreprendre, pour chacune des 17 espèces, un atlas architectonique de tous les centres nerveux, et calculer, de chacun, le volume ou la surface.

Tableau N° 60. Relations "Taille cellulaire / Pe".

Taille cellulaire / Pe	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>GM.</u> Ecart-type	0,0204	0,0920	0,0796
Coeff. corrélation	0,7965	0,9647	0,8530
Constante d'équilibre	0,071	0,169	0,134
<u>GL v.</u> Ecart-type	0,0289	0,0575	0,0989
Coeff. corrélation	0,9674	0,9602	0,7778
Constante d'équilibre	0,122	0,105	0,151
<u>M.</u> Ecart-type	0,0233	0,0658	0,0574
Coeff. corrélation	0,8502	0,8246	0,7750
Constante d'équilibre	-0,087	0,103	0,088
<u>Hm.</u> Ecart-type	0,0215	0,0709	0,0727
Coeff. corrélation	0,8399	0,8082	0,8170
Constante d'équilibre	0,079	0,109	0,117
<u>SM.</u> Ecart-type	0,0462	0,0744	0,0658
Coeff. corrélation	0,9112	0,9356	0,7824
Constante d'équilibre	0,184	0,132	0,101
<u>Inf.</u> Ecart-type	0,0175	0,0609	0,0478
Coeff. corrélation	0,8528	0,7646	0,8030
Constante d'équilibre	0,065	0,088	0,076
<u>Hl.</u> Ecart-type	0,0208	0,0727	0,0641
Coeff. corrélation	0,7178	0,8387	0,8317
Constante d'équilibre	0,065	0,116	0,105
<u>Av.</u> Ecart-type	0,0481	0,0686	0,0639
Coeff. corrélation	0,8429	0,8918	0,7746
Constante d'équilibre	0,178	0,116	0,097
<u>Cg.</u> Ecart-type	0,0187	0,0478	0,0631
Coeff. corrélation	0,7203	0,9031	0,7177
Constante d'équilibre	0,059	0,082	0,089
<u>Vc.</u> Ecart-type	0,0040	0,0678	0,0664
Coeff. corrélation	0,7229	0,9065	0,6905
Constante d'équilibre	-0,013	0,117	0,090

Tableau N° 61. Coefficients de corrélation "Thalamus / Cortex".

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
Néocortex	0,8830	0,9590	0,9054
Allocortex	0,9159	0,9675	0,9339
Allocortex olfactif	0,9316	0,9351	0,8887
Allocortex non olfact.	0,8129	0,9442	0,9293
Cortex r°	0,8858	0,9514	0,9143

Tableau N° 62. Constantes d'équilibre "Thalamus / Cortex".

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
Néocortex	1,142	1,435	1,141
Allocortex	1,176	1,414	1,580
Allocortex olfactif	1,018	1,169	1,277
Allocortex non olfact.	0,993	1,421	1,532

Une tâche aussi grandiose n'a pas été entreprise. Le volume de l'hypophyse et de ses parties constituantes chez les Insectivores et les Lémuriens est déjà connu (Bauchot, 1961). Ces valeurs permettront de rechercher, sur un exemple simple, les corrélations qui unissent les noyaux diencephaliques neurosécrétoires à l'hypophyse. Par ailleurs, les résultats quantitatifs fournis par Stephan (1961) sur les surfaces du néocortex, du paléocortex et de ses aires constituantes, de l'archicortex et de ses aires constituantes ⁽¹⁾, permettront d'analyser les connexions des noyaux diencephaliques liés aux centres allocorticaux.

Le poids somatique peut être considéré comme une référence absolue traduisant au mieux le degré d'évolution atteint par les diverses parties constituantes des centres nerveux. Dans l'étude présente, il s'agit de comparer des structures dont il est bien difficile de dire celle qui doit être considérée comme variable indépendante. Dans la relation qui lie le corps mamillaire à l'hippocampe, par exemple, on peut envisager soit la relation « Corps mamillaire par rapport à l'hippocampe », soit la relation inverse « Hippocampe par rapport au corps mamillaire ». L'étude mathématique des deux relations fournit fort heureusement des résultats voisins : moyennes des coordonnées, écart-type et coefficient de corrélation sont identiques ; seule diffère la constante d'équilibre ⁽²⁾. Par raison de commodité, seront étudiées les relations par rapport au cortex ou par rapport à l'hypophyse ; les centres diencephaliques seront donc considérés comme variables dépendantes. Les indices de relation qu'on peut ainsi calculer fournissent non le degré d'importance absolu de la structure diencephalique, mais son degré d'importance relativement au cortex ou à l'hypophyse. Une valeur de très grand intérêt, par contre, est celle du coefficient de corrélation, qui indique si la corrélation envisagée est étroite ou non. Pour pouvoir juger de ce dernier point avec une certaine rigueur, a été déterminée pour toutes les relations par rapport à un centre de référence donné la moyenne des coefficients de corrélation r^0 . Le rapport $R = r/r^0$, qui peut être plus grand ou plus petit que l'unité, permet d'apprécier l'étroitesse des corrélations

(1) J'ai adjoint à ces données, grâce à un travail fait en collaboration avec Stephan, mais encore inédit, les résultats quantitatifs comparables concernant *Tenrec* et *Chrysochloris*.

(2) La constante d'équilibre est, rappelons-le, le coefficient a de la relation : $y = b x^a$.

trouvées. Enfin, la comparaison des divers indices de relation impose le calcul de la constante d'équilibre moyenne des diverses relations par rapport à un centre de référence donné.

C) CENTRES DE REFERENCE

1) HYPOPHYSE

Je n'ai distingué dans l'hypophyse (H), que la neurohypophyse ou lobe postérieur (NH), l'adénohypophyse — lobe intermédiaire + antérieur groupés — (AH), enfin le lobe intermédiaire seul (IH), aussi bien de la portion intrasellaire que de la portion suprasellaire (ou hypophyse proximale). Les moyennes des coefficients de corrélation par rapport aux centres hypophysaires sont les suivantes :

Soricidae terrestres	$r^o = 0,4346$
Insectivores terrestres	$r^o = 0,9293$
Ensemble des Insectivores	$r^o = 0,9141$

et la constante d'équilibre moyenne pour l'ensemble des relations par rapport à l'hypophyse est : $a = 0,73$.

2) CORTEX

Les valeurs numériques de la note de Stephan (1961) concernent les structures suivantes (avec leur abréviation) :

Cortex total

a) Néocortex (non subdivisé)

b) Allocortex

1) Allocortex olfactif

- Bulbus olfactorius + B. accessorius
- Regio retrobulbaris + Regio « X »
- Area praepiriformis
- Area periamygdalaris
- Tuberculum olfactorium
- Taenia tecta (praecommissuralis)

2) Allocortex non olfactif

A) Archicortex

- Fascia dentata
- Cornu Ammonis
- Taenia tecta (postcommissuralis)

B) Schizocortex

- Regio entorhinalis
- Regio perirhinalis
- Praesubiculum

C) Septum

NéoC
 AlloC
 AlloC olf
 Bol
 Rb
 Prpi
 Pam
 Tol
 Tt₁
 AlloC Nolf
 ArchiC
 FD
 CA
 Tt₂
 SchizoC
 eR
 pR
 pSub
 S

Les moyennes des coefficients de corrélation des divers noyaux thalamiques par rapport aux aires corticales sont données dans le tableau n° 61.

Les moyennes des constantes d'équilibre correspondantes sont données dans le tableau n° 62.

La constante d'équilibre adoptée pour toutes les relations par rapport au cortex est $a = 1,40$.

II. — ESSAIS D'ANALYSE FONCTIONNELLE

En préliminaire à l'analyse détaillée des connexions hypothalamohypophysaires et diencéphaloallocorticales, cherchons tout d'abord les relations qui lient les grandes divisions diencéphaliques aux aires corticales.

A) LES GRANDES DIVISIONS DIENCEPHALIQUES

1) DIENCÉPHALE

Les résultats de l'analyse quantitative de la relation « Diencéphale par rapport au cortex total » sont les suivants :

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
Coeff. corrélation	0,9521	0,9946	0,9905
Coeff. $R = r/r^0$	1,075	1,045	1,083
Constante d'équilibre	1,136	1,478	1,426

Il existe une corrélation vraiment étroite entre le volume diencéphalique et la surface du cortex. Toutes les afférences télencéphaliques, à l'exception des afférences olfactives, et toutes les efférences passant obligatoirement par le diencéphale, l'existence d'une telle corrélation n'a rien d'étonnant, bien qu'on ne tienne pas compte du striatum, autre centre télencéphalique, dans le calcul de cette relation.

Les indices de relation :

Gg : 71	Ne : 76	Sa : 77	El : 81	Co : 82	Tu : 90	Rh : 92
Ct : 96	Sm : 96	Er : 107	Gm : 108	Te : 108	Se : 110	Ta : 110
Cr : 111	Cc : 131	Po : 154				

sont assez confusément ordonnés : les espèces « évoluées » sont plutôt situées en tête, notamment *Galago* ; cela prouve que, dans la lignée Insectivores-Primates, le cortex s'accroît « plus vite » que les centres diencéphaliques. La place de *Potamogale* est très aberrante, surtout par rapport à celles de *Tenrec* et de *Setifer*.

2) THALAMUS

Les résultats de l'analyse quantitative sont donnés dans le tableau n° 63.

Ces résultats sont difficiles à interpréter. Les connexions thalamo-néocorticales semblent un peu plus étroites que les connexions thalamo-allo corticales ; mais les coefficients de corrélation sont assez élevés dans les deux cas.

Les indices de relation :

<i>Thalamus</i> / <i>NéoC.</i> :			Gg : 24	Tu : 39	Ne : 48	Gm : 61
El : 64	Rh : 73	Sa : 74	Po : 78	Ta : 82	Ct : 83	Co : 84
Cr : 96	Sm : 96	Er : 103	Te : 121	Cc : 123	Se : 144	
<i>Thalamus</i> / <i>AlloC.</i> :			Sa : 80	Se : 84	Te : 86	Co : 87
Sm : 98	El : 101	Ne : 104	Cr : 113	Ct : 113	Er : 121	Ta : 132
Rh : 138	Cc : 140	Gm : 174	Tu : 239	Po : 293	Gg : 336	

fournissent des classements opposés l'un à l'autre ; cela signifie que dans la lignée évolutive Insectivores-Primates, le thalamus se développe proportionnellement moins que le néocortex, et davantage que l'allocortex. Si l'on choisit le thalamus comme centre de référence, l'augmentation des connexions néocorticales, et la diminution des connexions allocorticales caractérisent l'évolution des centres encéphaliques.

3) SUBTHALAMUS

Les résultats de l'analyse quantitative sont donnés dans le tableau n° 64.

Le subthalamus est plus nettement lié à l'allocortex qu'au néocortex. Le subthalamus est en fait surtout lié au striatum (et notamment au pallidum). Les résultats ci-dessus prouvent donc que le striatum a surtout des afférences allocorticales.

4) HYPOTHALAMUS

Les résultats de l'analyse quantitative sont donnés dans le tableau n° 65.

L'hypothalamus est lié non au néocortex, mais à l'allocortex. D'après les relations par rapport à l'allocortex olfactif ou non olfac-

Tableau N° 63. Analyse fonctionnelle; Thalamus.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Thalamus / NéoC.</u>			
Coeff. corrélation	0,9748	0,9862	0,9582
Coeff. $R = r/r^0$	1,100	1,036	1,048
Constante d'équilibre	1,204	1,484	1,159
<u>Thalamus / AlloC.</u>			
Coeff. corrélation	0,9562	0,9885	0,9508
Coeff. $R = r/r^0$	1,079	1,039	1,040
Constante d'équilibre	1,178	1,438	1,628

Tableau N° 64. Analyse fonctionnelle; Subthalamus.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Subthalamus / NéoC.</u>			
Coeff. corrélation	0,9372	0,9637	0,9085
Coeff. $R = r/r^0$	1,058	1,013	0,994
Constante d'équilibre	1,486	1,388	0,973
<u>Subthalamus / AlloC.</u>			
Coeff. corrélation	0,9205	0,9910	0,9719
Coeff. $R = r/r^0$	1,039	1,042	1,063
Constante d'équilibre	1,455	1,380	1,473

Tableau N° 65. Analyse fonctionnelle; Hypothalamus.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Hypothalamus / NéoC.</u>			
Coeff. corrélation	0,9559	0,9487	0,8630
Coeff. $R = r/r^0$	1,079	0,997	0,944
Constante d'équilibre	1,019	1,480	0,919
<u>Hypothalamus / AlloC.</u>			
Coeff. corrélation	0,9148	0,9898	0,9784
Coeff. $R = r/r^0$	1,033	1,040	1,070
Constante d'équilibre	0,972	1,493	1,475
<u>Hypothalamus / AlloC. olf.</u>			
Coeff. corrélation	0,9581	0,9797	0,9353
Coeff. $R = r/r^0$	1,081	1,030	1,023
Constante d'équilibre	0,932	1,339	1,346
<u>Hypothalamus / AlloC. Nolf.</u>			
Coeff. corrélation	0,8144	0,9514	0,9452
Coeff. $R = r/r^0$	0,919	1,000	1,034
Constante d'équilibre	0,920	1,618	1,420

tif, il est clair que l'hypothalamus est lié surtout à l'allocortex olfactif. Les indices de relation :

<i>Hypothalamus</i> / <i>AlloC.</i> :			Co : 70	Sa : 77	Rh : 78	El : 79
Ne : 84	Ct : 90	Sm : 94	Er : 99	Ta : 110	Tu : 112	Cr : 114
Se : 118	Te : 118	Gm : 121	Cc : 128	Gg : 129	Po : 186	
<i>Hypothalamus</i> / <i>AlloC. olf.</i> :			Co : 69	Ct : 77	Rh : 81	Se : 83
Sa : 87	Te : 88	Er : 90	El : 105	Sm : 107	Cr : 109	Cc : 115
Ne : 123	Tu : 128	Gg : 162	Ta : 167	Gm : 188	Po : 342	

montrent un premier classement assez confus, ce qui prouve que la connexion existe vraiment : on n'enregistre que les variations des données numériques autour de la moyenne. Le second classement ne traduit de façon nette que la tendance à la microsmie des espèces semi-aquatiques, *Potamogale* surtout.

B) LES GROUPES THALAMIQUES

Aussi bien les résultats qui précèdent, que l'ensemble des données fournies par l'anatomie comparée ou expérimentale, la physiologie ou la pathologie, concordent pour n'attribuer à l'hypothalamus sensu lato aucune connexion néocorticale directe. Le thalamus sensu lato, par contre a, directement ou non, des connexions néocorticales ou allocorticales. On peut donc, sur les divers groupes nucléaires thalamiques, poursuivre l'analyse fonctionnelle.

1) EPITHALAMUS

Les résultats de l'analyse quantitative sont donnés dans le tableau n° 66.

L'épithalamus est lié non au néocortex mais à l'allocortex, résultat conforme à l'ensemble des données recueillies sur l'habénula ; mieux, il est davantage lié à l'allocortex olfactif qu'à l'allocortex non olfactif. On considère en effet généralement le ganglion habénulaire comme le centre diencephalique « olfactif », bien qu'il soit probable que les afférences olfactives ne soient pas exclusives, mais simplement prépondérantes dans ces noyaux. Les indices de relation « Epithalamus par rapport à l'allocortex olfactif » sont les suivants :

Se : 66	Sa : 79	Co : 87	Rh : 88	Er : 91	Te : 91	El : 93
Ct : 105	Gg : 107	Sm : 108	Cr : 114	Tu : 126	Cc : 138	Ne : 140
Ta : 164	Gm : 177	Po : 261				

Ce classement ne respecte pas l'ordre phylogénétique ; dans la zone de variation moyenne, entre les indices 80 et 120, qu'on peut considérer comme non significative pour les relations quantitatives de ce genre, les espèces se suivent sans ordre. Intéressante par contre est la position de *Setifer*, espèce macrosmatique primitive, dont l'habénula est relativement petite, ce qui semblerait prouver que ce centre est d'ordre n, et qu'il reçoit non les afférences olfactives totales (même indirectement), mais seulement une partie d'entre elles. Parmi les mieux pourvues, se trouvent les trois espèces semi-aquatiques, dans l'ordre d'adaptation croissante à ce mode de vie. Ces espèces ont subi une légère régression des centres olfactifs, mais cette régression ne retentit pas sur l'habénula, probablement parce que les afférences olfactives reçues par ce centre sont en partie intégrées à d'autres afférences.

2) THALAMUS, GROUPE ANTÉRIEUR

Les résultats de l'analyse quantitative sont donnés dans le tableau n° 67.

Le groupe antérieur est lié plus au néocortex qu'à l'allocortex. Le néocortex contenant l'aire de projection des noyaux antérieurs (gyrus cingulaire), cette corrélation est normale. On sait pourtant que les noyaux antérieurs ont pour principale afférence le faisceau mamillothalamique de Vicq d'Azyr, provenant du corps mamillaire, lequel est lui-même, par le fornix, sous la dépendance de l'archicortex. Les noyaux antérieurs ne sont pas, en effet, liés à l'allocortex olfactif ⁽¹⁾ ; leurs connexions avec l'allocortex non olfactif sont presque aussi étroites que leurs connexions néocorticales. Les indices de relation sont les suivants :

<i>Gp antérieur / NéoC. :</i>				Gg : 34	Ne : 49	Tu : 53	Ct : 56
Se : 60	Co : 70	Te : 77		Gm : 88	Cr : 103	Po : 109	Er : 109
Sa : 115	Ta : 127	Sm : 132		El : 144	Rh : 149	Cc : 210	
<i>Gp antérieur / AlloC. Nolf. :</i>				Se : 56	Co : 66	Ne : 68	Te : 77
Ct : 86	Sa : 97	Sm : 112		Cr : 116	Er : 133	Ta : 142	Gm : 153
El : 156	Po : 227	Cc : 236		Rh : 243	Tu : 257	Gg : 346	

De ces deux classements, le premier range les espèces sans ordre, alors que le second groupe de façon assez nette les espèces

(1) C'est surtout dans les trente dernières années que divers auteurs sont parvenus à démontrer le rôle non olfactif des noyaux antérieurs thalamiques ; voir la mise au point de Brodal, 1947.

Tableau N° 66. Analyse fonctionnelle; Epithalamus.

	Soricidae terrestres.	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Epithalamus / NéoC.</u>			
Coeff. corrélation	0,9126	0,9629	0,8499
Coeff. $R = r/r^0$	1,030	1,012	0,929
Constante d'équilibre	1,235	1,397	0,842
<u>Epithalamus / AlloC.</u>			
Coeff. corrélation	0,8836	0,9895	0,9702
Coeff. $R = r/r^0$	0,997	1,040	1,061
Constante d'équilibre	1,192	1,388	1,361
<u>Epithalamus / AlloC. olf.</u>			
Coeff. corrélation	0,9420	0,9763	0,9368
Coeff. $R = r/r^0$	1,063	1,026	1,024
Constante d'équilibre	1,164	1,241	1,255
<u>Epithalamus / AlloC. Nolf.</u>			
Coeff. corrélation	0,7660	0,9602	0,9337
Coeff. $R = r/r^0$	0,865	1,009	1,021
Constante d'équilibre	1,098	1,520	1,305

Tableau N° 67. Analyse fonctionnelle; Thalamus, groupe antérieur.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Gp antérieur / NéoC.</u>			
Coeff. corrélation	0,8952	0,9650	0,9420
Coeff. $R = r/r^0$	0,999	1,014	1,030
Constante d'équilibre	0,679	1,323	1,267
<u>Gp antérieur / AlloC.</u>			
Coeff. corrélation	0,8796	0,8774	0,8596
Coeff. $R = r/r^0$	0,993	0,922	0,940
Constante d'équilibre	0,665	1,163	1,636
<u>Gp antérieur / AlloC. olf.</u>			
Coeff. corrélation	0,8435	0,7952	0,7411
Coeff. $R = r/r^0$	0,952	0,836	0,810
Constante d'équilibre	0,584	0,955	1,347
<u>Gp antérieur / AlloC. Nolf.</u>			
Coeff. corrélation	0,8877	0,9540	0,9411
Coeff. $R = r/r^0$	1,002	1,003	1,029
Constante d'équilibre	0,713	1,426	1,785

Tableau N° 68. Analyse fonctionnelle; Thalamus, groupe médial.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Gp médial / NéoC.</u>			
Coeff. corrélation	0,9555	0,9832	0,9260
Coeff. $R = r/r^0$	1,079	1,033	1,013
Constante d'équilibre	1,343	1,516	1,076
<u>Gp médial / AlloC.</u>			
Coeff. corrélation	0,9417	0,9892	0,9508
Coeff. $R = r/r^0$	1,063	1,040	1,040
Constante d'équilibre	1,319	1,474	1,565
<u>Gp médial / AlloC. olf.</u>			
Coeff. corrélation	0,9780	0,9641	0,9079
Coeff. $R = r/r^0$	1,104	1,013	0,993
Constante d'équilibre	1,255	1,302	1,426
<u>Gp médial / AlloC. Nolf.</u>			
Coeff. corrélation	0,8510	0,9800	0,9321
Coeff. $R = r/r^0$	0,961	1,030	1,019
Constante d'équilibre	1,267	1,648	1,529

primitives d'une part et évoluées de l'autre. La première relation est donc la plus étroite, car le classement ne traduit que les variations spécifiques individuelles. La seconde relation montre que le groupe antérieur et l'allocortex non olfactif ne croissent pas au même rythme quand on suit la lignée évolutive. Le groupe thalamique antérieur ne reçoit donc pas des afférences archicorticales pures.

3) THALAMUS, GROUPE MÉDIAL

Les résultats de l'analyse quantitative sont donnés dans le tableau n° 68.

Le groupe médial est pratiquement autant lié au néocortex (sur lequel se projette le noyau médial, qui représente en volume environ la moitié du groupe total) qu'à l'allocortex (le noyau parataenial est probablement « olfactif » via la strie médullaire ; les noyaux parafasciculaires, par contre, ont surtout des connexions striées). Si l'on poursuit l'analyse, il est impossible de décider entre des connexions allocorticales olfactives ou non. On sait que le noyau médial, si développé chez l'Homme, est lié au lobe frontal, et réputé avoir des fonctions intégratrices. De telles fonctions sont peu probables chez les Mammifères les plus primitifs, chez lesquels le lobe frontal n'est pas encore apparu. Plusieurs détails anatomiques concourent au contraire à montrer que le noyau médial reçoit sans doute, chez les Insectivores macrosomatiques, des afférences hypothalamiques, c'est-à-dire olfactives intégrées.

4) THALAMUS, GROUPE MÉDIAN

Les résultats de l'analyse quantitative sont donnés dans le tableau n° 69.

Le groupe médian n'est pas lié au néocortex, mais appartient au truncothalamus. Les connexions principales semblent être non olfactives, mais les différences dans les coefficients de corrélation sont faibles ; cela tient au fait que le groupe médian est lié surtout au striatum, qui n'a pas été envisagé comme centre de référence. Aussi est-il préférable de ne donner que les indices de relation « Groupe médian par rapport à l'allocortex » :

Tableau N° 69. Analyse fonctionnelle; Thalamus, groupe médian.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Gp médian / NéoC.</u>			
Coeff. corrélation	0,9903	0,9622	0,8926
Coeff. $R = r/r^0$	1,118	1,011	0,976
Constante d'équilibre	0,934	1,393	0,914
<u>Gp médian / AlloC.</u>			
Coeff. corrélation	0,9949	0,9918	0,9725
Coeff. $R = r/r^0$	1,123	1,042	1,064
Constante d'équilibre	0,936	1,388	1,410
<u>Gp médian / AlloC. olf.</u>			
Coeff. corrélation	0,9762	0,9700	0,9318
Coeff. $R = r/r^0$	1,102	1,019	1,019
Constante d'équilibre	0,841	1,230	1,290
<u>Gp médian / AlloC. Nolf.</u>			
Coeff. corrélation	0,9741	0,9698	0,9428
Coeff. $R = r/r^0$	1,100	1,019	1,031
Constante d'équilibre	0,974	1,531	1,362

Tableau N° 70. Analyse fonctionnelle; Thalamus, complexe latéral.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Gp dorsal / NéoC.</u>			
Coeff. corrélation	0,9835	0,9922	0,9787
Coeff. $R = r/r^0$	1,110	1,043	1,070
Constante d'équilibre	1,459	1,598	1,346
<u>Gp dorsal / AlloC.</u>			
Coeff. corrélation	0,9690	0,9822	0,8968
Coeff. $R = r/r^0$	1,094	1,032	0,981
Constante d'équilibre	1,433	1,529	1,746
<u>Gp ventral / NéoC.</u>			
Coeff. corrélation	0,9859	0,9898	0,9692
Coeff. $R = r/r^0$	1,113	1,040	1,060
Constante d'équilibre	1,188	1,506	1,128
<u>Gp ventral / AlloC.</u>			
Coeff. corrélation	0,9761	0,9685	0,9497
Coeff. $R = r/r^0$	1,102	1,018	1,039
Constante d'équilibre	1,173	1,424	1,564

Tableau N° 71. Analyse fonctionnelle; Thalamus, ganglions géniculés.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Gg génicul. lat. / NéoC.</u>			
Coeff. corrélation	0,8240	0,8122	0,8541
Coeff. $R = r/r^0$	0,930	0,854	0,934
Constante d'équilibre	1,484	1,498	1,296
<u>Gg génicul. lat. / AlloC.</u>			
Coeff. corrélation	0,7919	0,9061	0,9100
Coeff. $R = r/r^0$	0,894	0,952	0,995
Constante d'équilibre	1,422	1,615	1,955
<u>Gg génicul. méd. / NéoC.</u>			
Coeff. corrélation	0,9310	0,9751	0,9269
Coeff. $R = r/r^0$	1,051	1,025	1,014
Constante d'équilibre	1,042	1,368	1,149
<u>Gg génicul. méd. / AlloC.</u>			
Coeff. corrélation	0,8816	0,9828	0,8983
Coeff. $R = r/r^0$	0,995	1,033	0,982
Constante d'équilibre	0,984	1,333	1,576

El : 71	Co : 76	Te : 85	Rh : 90	Ne : 90	Sa : 95	Er : 99
Cr : 99	Gm : 100	Ct : 111	Tu : 113	Se : 113	Sm : 115	Ta : 118
Ce : 149	Po : 150	Gg : 193				

Le classement est désordonné, les indices étant relativement voisins ; la corrélation est donc assez étroite. Avec un indice double de la normale, *Galago* montre que chez les Primates, le groupe médian acquiert probablement des fonctions nouvelles.

5) THALAMUS, COMPLEXE LATÉRAL

Les résultats de l'analyse quantitative sont donnés dans le tableau n° 70.

Pour les deux groupes, les relations néocorticales l'emportent nettement sur les connexions allocorticales, ce qui est conforme à la localisation des aires de projection de ces noyaux. Les coefficients de corrélation ne sont pas excellents, pour la simple raison que ni le groupe dorsal ni le groupe ventral ne se projettent sur la totalité du néocortex ; leurs aires de projection sont localisées mais n'ont pas été délimitées architectoniquement. Les indices de relation par rapport au néocortex sont les suivants :

<i>Gp dorsal</i> / <i>NéoC.</i> :			Ne : 55	Gg : 59	Rh : 69	Sa : 72
Tu : 75	El : 80	Gm : 80	Sm : 80	Ct : 88	Co : 88	Cr : 89
Ta : 93	Po : 99	Er : 115	Se : 115	Te : 147	Ce : 183	
<i>Gp ventral</i> / <i>NéoC.</i> :			Gg : 24	Tu : 26	Ne : 38	El : 44
Rh : 48	Gm : 61	Ct : 68	Ce : 70	Sa : 76	Co : 83	Po : 87
Te : 90	Cr : 90	Sm : 97	Er : 107	Ta : 111	Se : 144	

Les deux classements rangent plus ou moins les espèces par affinités évolutives, le second plus que le premier. Le groupe dorsal est donc un des ensembles nucléaires qui suit au plus près les variations néocorticales. On peut le considérer, nous l'avons déjà vu, comme l'indicateur du degré d'évolution du diencéphale des Insectivores.

6) THALAMUS, GANGLIONS GÉNICULÉS

Les résultats de l'analyse quantitative sont donnés dans le tableau n° 71.

Il est clair que le noyau géniculé médial est lié au néocortex ; cette liaison est bonne sans être étroite, mais l'on sait aussi que

l'aire de projection auditive représente chez les Mammifères en général une portion restreinte du néocortex. Les indices de relation « Noyau géniculé médial par rapport au néocortex » sont :

Gg : 18	Tu : 40	El : 58	Ta : 69	Co : 78	Sa : 82	Er : 86
Rh : 92	Ne : 92	Sm : 103	Se : 115	Cr : 118	Gm : 125	Ct : 142
Te : 149	Cc : 151	Po : 165				

Le classement est assez anarchique, mais laisse néanmoins les espèces évoluées avec un indice faible, ce qui prouve que le noyau géniculé médial est relativement stable chez les Insectivores, sauf chez les espèces semi-aquatiques et les Chrysochloridae ; chez ces derniers, il acquiert une grande taille, et un indice élevé.

Quant au ganglion géniculé latéral, aucune de ses relations n'est satisfaisante. Il ne faut pas oublier que chez les Insectivores, et en particulier chez les Macroscelididae, le centre nerveux qui semble suivre du plus près les variations de taille des tractus optiques est le tubercule quadrijumeau antérieur. Les résultats trouvés indiquent qu'une portion des fibres optiques probablement faible s'arrête dans le ganglion géniculé latéral, qui les projette ensuite sur le néocortex ; les autres fibres, dont la proportion change certainement d'une famille à l'autre, vont au tectum. Le problème des connexions optiques sera repris plus loin.

7) THALAMUS, GROUPE POSTÉRIEUR

Les résultats de l'analyse quantitative sont donnés dans le tableau n° 72.

Les connexions du pretectum (noyau postérieur + aire prétectale) sont nettement allocorticales. Poursuivre l'analyse (allocortex olfactif ou non) est inutile, puisqu'on sait que ces centres n'ont de connexions directes ni avec l'un ni avec l'autre. Les indices de relation « Pretectum par rapport à l'allocortex » sont :

Gg : 53	Er : 77	Sa : 80	Te : 85	Co : 88	Se : 89	Gm : 112
Ct : 112	Ne : 116	Sm : 116	Cr : 125	Ta : 140	El : 163	Cc : 184
Rh : 211	Tu : 237	Po : 245				

Remarquons dans ce classement l'isolement de *Galago* : son indice est assez faible pour qu'on puisse penser qu'il s'agit là d'une régression. Ce résultat peut prêter à critique dans la mesure où noyau postérieur des Insectivores et noyau limitant des Lémuriens ont été considérés comme homologues ; l'étude d'autres

Primates confirme cependant que le pretectum y est toujours très réduit, non pas relativement à l'ensemble du diencéphale, mais en valeur absolue. Si l'on revient d'ailleurs à la relation « Volume du pretectum par rapport au poids somatique », l'indice de relation de *Galago* est de 87, alors qu'il atteint 436 chez *Tupaia*. Le hiatus entre ces deux espèces est total : dans la corrélation avec l'allocortex, *Tupaia* se comporte aussi comme les Macroscelididae (macroptiques) et *Potamogale* (à ganglion géniculé médial très développé). Cette dernière remarque indiquerait un rôle de coordination audiovisuel diencéphalique du pretectum, qui perdrait son exclusivité au profit du pulvinar chez les espèces les plus évoluées.

Quant aux corrélations du noyau réticulé thalamique, elles fournissent un exemple paradoxal de choix impossible, parce que les coefficients de corrélation sont trop élevés dans les deux cas. On peut noter un très léger avantage des connexions néocorticales ; on sait que le noyau réticulé est une néoformation mammalienne, sans équivalent chez les Sauropsidés, et les expériences de dégénérescence rétrograde ont montré qu'il se projette sur l'ensemble du néocortex, concurremment avec les projections spécifiques des autres noyaux thalamiques (J. Rose, 1952 ; Chow, 1952). Les indices de relation « Noyau réticulé par rapport au néocortex » sont les suivants :

Gg : 16	Tu : 37	Gm : 57	Ne : 59	Rh : 62	El : 73	Sa : 74
Po : 78	Ta : 78	Ct : 79	Co : 92	Sm : 92	Cr : 104	Cc : 106
Er : 106	Se : 124	Te : 130				

Ce classement mérite qu'on s'y arrête, car il donne un ordre phylogénétique inversé excellent. Dans l'étude de la relation « Noyau réticulé par rapport au poids somatique », il avait été montré que, contrairement à l'opinion de J. Rose (1952), ce noyau croît en taille absolue quand on suit la lignée évolutive, mais avec un taux de croissance évolutive faible. Pour une même surface de néocortex, en effet, le noyau réticulé est d'autant plus petit que l'espèce est plus évoluée. L'amincissement du noyau réticulé chez les Primates traduit le fait qu'il croît bien moins vite que le thalamus dorsal, à projections néocorticales prédominantes, qu'il enveloppe.

8) LES CONNEXIONS OPTIQUES

Nous avons déjà vu les connexions qui lient au cortex le ganglion géniculé latéral et le pretectum. Connaissant les valeurs des surfaces, dans le plan sagittal médian, du chiasma optique des Insectivores (Bauchot et Stephan, 1961), on peut analyser en outre les relations « Ganglion géniculé latéral par rapport au chiasma », « Pretectum par rapport au chiasma » et, enfin « Pretectum par rapport au ganglion géniculé latéral ». Les résultats sont mentionnés dans le tableau n° 73.

Le ganglion géniculé latéral suit davantage les variations interspécifiques de taille du chiasma optique que ne le fait le pretectum. Ce résultat n'est pas surprenant, mais la faible valeur des coefficients de corrélation l'est davantage. Les fibres optiques vont donc certainement en grande partie au toit optique, et non exclusivement au ganglion géniculé latéral, comme chez les espèces les plus évoluées.

Que le pretectum ne soit pas intimement lié au chiasma prouve par ailleurs que ce centre n'est pas purement optique. Les constantes d'équilibre de ces deux relations sont trop éloignées pour qu'on puisse prendre une valeur commune pour le calcul des indices de relation :

Indices de relation « Gg génicul. lat. / Chiasma » ($a = 1,09$) :

Tu : 8	El : 10	Rh : 11	Gg : 29	Sa : 30	Sm : 36	Ne : 54
Co : 57	Te : 70	Po : 80	Gm : 92	Cr : 97	Er : 118	Cc : 146
Se : 163	Ta : 227	Ct : 297				

Indices de relation « Pretectum / Chiasma » ($a = 0,57$) :

Gg : 12	Sa : 28	Sm : 32	El : 32	Tu : 36	Co : 37	Cr : 43
Ne : 51	Rh : 68	Te : 80	Se : 94	Er : 97	Gm : 128	Cc : 147
Ct : 170	Po : 219	Ta : 390				

Dans la première relation, les espèces macroptiques ont un ganglion géniculé très petit pour un même nombre de fibres optiques (les fibres vont donc plus loin, vers le toit optique) ; *Galago* à cet égard diffère des Ménotyphles, fort bien groupés ; les espèces aveugles au contraire ont un ganglion géniculé latéral très grand ⁽²⁾.

⁽²⁾ Ces animaux subissent une régression de l'appareil visuel dont Cei (1946), après Rochon-Duvigneaud (1928), a montré qu'elle avait pour origine un blocage, à l'état embryonnaire, du vitré oculaire ; ces animaux, même aveugles, conservent tous une sensibilité à la lumière, sinon aux formes, et le centre optique primaire a régressé dans des limites plus faibles que l'organe photorécepteur.

Le pretectum n'est pas un centre purement visuel et ne suit pas les variations de taille du chiasma ; la place de *Galago* est due non à son caractère macroptique, mais à une régression réelle du pretectum chez les Primates. Remarquons que, dans les deux relations, *Tupaia* suit le sort dévolu aux Macroscelididae et non celui des Lémuriens. Alors donc que la structure cytoarchitectonique du centre optique primaire apparente *Tupaia* aux Lémuriens, les relations quantitatives de ce même système optique le rapprochent des Macroscelididae.

La corrélation « Pretectum par rapport au ganglion géniculé latéral » est relativement étroite. Le pretectum suit donc les variations non du chiasma (car il n'existe vraisemblablement pas de fibres optoprétéctales), mais du ganglion géniculé latéral. De nombreux auteurs ont signalé cette connexion géniculo-prétéctale, mais le plus souvent d'après un matériel purement anatomique (Gurdjian, 1927 ; d'Hollander et Ghisland, 1927 ; Chu, 1932 b ; Papez, 1932 ; Bodian, 1940, pour n'en citer que quelques-uns ⁽³⁾).

Les indices de relation « Pretectum par rapport au ganglion géniculé latéral » ($a = 0,62$) :

Gg : 25	Cr : 52	Sm : 52	Co : 57	Sa : 64	Se : 78	Ne : 85
Er : 91	Te : 105	Ct : 111	El : 116	Cc : 137	Tu : 138	Gm : 158
Rh : 211	Po : 265	Ta : 301				

confirment les points suivants : régression du pretectum chez *Galago*, parenté de *Tupaia* avec les Macroscelididae, fonctions autres que visuelles (probablement auditives) chez les espèces aveugles ou macrotiques (*Talpa*, *Potamogale*) pourvues d'indices élevés. La situation des Macroscelididae au voisinage des espèces aveugles mérite quelque réflexion. Si le pretectum des Ménotyphles est grand par rapport au ganglion géniculé latéral, de même certainement que le toit optique, c'est que les fonctions réflexes de ces deux centres sont prépondérantes, chez ces espèces, sur les fonctions d'analyse visuelle. Ces macroptiques sont donc de faux « bons voyeurs ». La position de *Tupaia* est paradoxale : c'est un macroptique comme les Macroscelididae, chez lequel apparaît la lamination du ganglion géniculé latéral des Lémuriens.

(3) Parmi les travaux d'anatomie expérimentale, Barris, Ingram et Ranson (1935), analysant par la méthode de Marchi les efférences du ganglion géniculé latéral, montrent que toutes les fibres vont à l'aire striée chez le Chat ; mais, ajoutent-ils, chez les espèces primitives, il existe certainement des efférences vers le tectum, le pretectum et même le pulvinar.

Tableau N° 72. Analyse fonctionnelle; Pretectum et noyau réticulé.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Pretectum / NéoC.</u>			
Coeff. corrélation	0,9430	0,9709	0,8072
Coeff. $R = r/r^0$	1,064	1,020	0,883
Constante d'équilibre	0,999	1,308	0,927
<u>Pretectum / AlloC.</u>			
Coeff. corrélation	0,9207	0,9836	0,9394
Coeff. $R = r/r^0$	1,039	1,034	1,027
Constante d'équilibre	0,972	1,281	1,528
<u>N. réticulé / NéoC.</u>			
Coeff. corrélation	0,9618	0,9879	0,9464
Coeff. $R = r/r^0$	1,086	1,038	1,035
Constante d'équilibre	1,343	1,479	1,098
<u>N. réticulé / AlloC.</u>			
Coeff. corrélation	0,9379	0,9858	0,9585
Coeff. $R = r/r^0$	1,059	1,036	1,048
Constante d'équilibre	1,306	1,427	1,575

Tableau N° 73. Analyse fonctionnelle; centres optiques.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Gg génicul. lat. / Chiasma.</u>			
Coeff. corrélation	0,6355	0,8888	0,9030
Constante d'équilibre	0,911	1,092	0,684
<u>Pretectum / Chiasma.</u>			
Coeff. corrélation	0,7829	0,5930	0,7190
Constante d'équilibre	0,660	0,532	0,412
<u>Pretectum / GL.</u>			
Coeff. corrélation	0,9659	0,8550	0,8502
Constante d'équilibre	0,568	0,624	0,644

Tableau N° 74. Analyse fonctionnelle; choix du lot de référence.

Relation	Coefficients de corrélation et écarts			
	Insectivores terrestres		Ensemble des Insectivores	
	r	r_1-r_2	r	r_1-r_2
Thalamus / NéoC.	0,9862		0,9582	
	0,9885	0,0023	0,9508	0,0078
Subthalamus / NéoC.	0,9637		0,9085	
	0,9910	0,0273	0,9719	0,0634
Hypothalamus. / NéoC.	0,9487		0,8630	
	0,9898	0,0411	0,9784	0,1154
Epithalamus. / NéoC.	0,9629		0,8499	
	0,9895	0,0266	0,9702	0,1203
Gp antérieur / NéoC.	0,9650		0,9420	
	0,8774	0,0876	0,8596	0,0824
Gp médial / NéoC.	0,9832		0,9260	
	0,9892	0,0060	0,9508	0,0248
Gp médian / NéoC.	0,9622		0,8926	
	0,9918	0,0296	0,9725	0,0799
Gp dorsal / NéoC.	0,9922		0,9787	
	0,9822	0,0100	0,8968	0,0819
Gp ventral / NéoC.	0,9898		0,9692	
	0,9685	0,0213	0,9497	0,0195
Gg génicul. lat. / NéoC.	0,8122		0,8541	
	0,9061	0,0939	0,9100	0,0559
Gg génicul. méd. / NéoC.	0,9751		0,9269	
	0,9828	0,0077	0,8983	0,0286
Pretectum / NéoC.	0,9709		0,8072	
	0,9836	0,0127	0,9394	0,1322
N. réticul. / NéoC.	0,9879		0,9464	
	0,9858	0,0021	0,9585	0,0121

C) DISCUSSION

Les analyses fonctionnelles qui précèdent servent en quelque sorte de test pour éprouver la méthode utilisée. Les résultats obtenus sont conformes à ceux que fournirait une étude physiologique ; ils montrent donc que la méthode est tout à fait justifiée dans son principe.

Mais, même fondée sur un principe justifié, cette méthode d'analyse doit avoir une utilité pratique, et en particulier ne pas laisser le champ libre à l'appréciation personnelle. Aucune ou presque des relations ci-dessus ne manifeste de coefficient de corrélation très faible ; le choix doit donc se porter entre des valeurs assez voisines. Les raisons en sont inhérentes à la méthode elle-même ; les coefficients de corrélation des lots 2 (Insectivores terrestres) et 3 (Ensemble des Insectivores) sont élevés, parce que l'amplitude des abscisses est grande (de *Sorex minutus* à *Erinaceus*, les poids somatiques sont dans le rapport de 1 à 100). Cette amplitude d'abscisses a l'avantage de rendre négligeables les imprécisions relatives avec lesquelles les ordonnées sont connues. Dans le lot 1 au contraire (Soricidae terrestres), l'amplitude est faible (les poids somatiques de *S. minutus* et de *Crocidura occidentalis* sont dans le rapport de 1 à 5), les variations spécifiques peuvent devenir importantes, et l'on ne peut tenir compte des résultats obtenus à partir de ce lot. Le choix n'est donc possible qu'entre les lots 2 et 3 ; reste à savoir lequel est le meilleur. Dans les analyses des relations par rapport au poids somatique, le lot 2, plus homogène taxonomiquement, biologiquement, et formé d'espèces de niveau d'évolution voisin, est de loin préférable au lot 3.

Dans l'analyse fonctionnelle, on fait abstraction du poids somatique (puisque abscisse et ordonnée dépendent de lui) et, si la corrélation cherchée est étroite, on peut y faire entrer n'importe quelle espèce mammalienne. De plus, nous savons que les variations d'ordonnées sont d'autant plus négligeables que l'amplitude des abscisses est plus grande. Or, les abscisses sont fournies, soit par les volumes hypophysaires, soit par les surfaces corticales ; le lot qui fournira les meilleurs résultats sera celui dans lequel ces grandeurs varient dans les plus grandes proportions. Par

suite de leur grande diversité taxonomique, biologique et évolutive, les espèces du lot 3 répondent le mieux à cette exigence. Si l'on reprend les principales relations étudiées ci-dessus, on doit donc vérifier, pour le lot 3, un écart entre les coefficients de corrélation de deux relations concurrentes plus grand que pour le lot 2 (tableau n° 74).

Sur les treize exemples donnés, dix sont conformes au raisonnement théorique ; pour les groupes thalamiques antérieur et ventral, les écarts des lots 2 et 3 sont à peu près égaux ; le ganglion géniculé latéral seul est aberrant. Ces trois exceptions s'expliquent aisément : il s'agit de structures qui montrent de grandes variations interspécifiques (4).

Les écarts qui ont été notés entre les coefficients de corrélation de deux relations concurrentes sont nets parce que le néocortex est l'une des structures corticales qui varie quantitativement le plus chez les Insectivores. Pour savoir quel sera l'ordre de grandeur des écarts, il suffit de comparer, pour les lots 2 et 3, le quotient des valeurs maximum et minimum de chaque centre de référence (on peut appeler ce quotient « amplitude d'abscisses » (tableau n° 75).

Dans tous les cas, c'est donc le lot 3 qui fournira les meilleures indications ; pour quelques structures (Néocortex, Corne d'Ammon), il fournira des résultats très nets ; pour d'autres (Tubercule olfactif. Archicortex, Région périrhinale et Presubiculum), les résultats seront nets ; dans les autres cas, il sera prudent de comparer les résultats des lots 2 et 3.

Il existe enfin une dernière difficulté d'analyse des relations fonctionnelles. On compare entre eux des volumes, des surfaces, mais non des nombres de neurones ; on fait ainsi abstraction de la densité cellulaire des diverses structures. Si certains auteurs affirment (Brockhaus, 1942) que la densité cellulaire n'a aucune incidence architectonique, elle a des incidences fonctionnelles. Il est pourtant impossible de calculer le nombre de cellules des noyaux diencephaliques ou des aires corticales de 17 espèces mamma-

(4) Il suffit de penser aux tailles anormales du groupe antérieur chez les Macroscelididae, du groupe ventral chez *Galago*, ou aux différences entre espèces microptiques et macroptiques pour le ganglion géniculé latéral. Le rapport entre les tailles maximum et minimum de ces trois structures dans le lot 3 est de :

Gp antérieur : 84,9

Gp ventral : 46,5

Gg génicul. lat. : 178,0.

liennes autrement que par une méthode indirecte, donc peu précise. L'utilisation des volumes nucléaires présente néanmoins l'avantage que l'amplitude des valeurs volumétriques est bien plus grande que celle des nombres de cellules. Un dernier tableau permet de s'en faire une idée, en comparant pour quelques structures le quotient des volumes et des nombres de cellules entre *Erinaceus* et *S. minutus* (tableau n° 76).

Si l'utilisation des volumes nucléaires est moins précise (d'un point de vue fonctionnel) que celle du nombre de cellules constituant, elle est bien plus sensible, grâce aux grandes amplitudes d'abscisses et d'ordonnées qu'elle autorise.

III. — LES NOYAUX HYPOTHALAMIQUES NEUROSECRETOIRES

A) LE PROBLEME A RESOUDRE

L'historique des travaux entrepris sur les connexions hypothalamohypophysaires dépasse largement le cadre de cette étude ; il existe des milliers de contributions à ce problème, anatomiques, expérimentales ou physiologiques, ainsi que d'excellentes mises au point. On pourra se reporter, pour avoir une idée d'ensemble des méthodes utilisées dans ce domaine, à l'étude de Olivecrona (1957) sur le Rat blanc.

Le problème peut être ainsi résumé : il existe deux noyaux hypothalamiques neurosécrétoires (augmentés parfois de noyaux accessoires, comme chez *Tenrec*), liés à la neurohypophyse par deux tractus nerveux supraoptico-neurohypophysaire et paraventriculo-neurohypophysaire. Ces tractus empruntent l'éminence médiane et la tige hypophysaire pour atteindre la neurohypophyse. Après section de la tige hypophysaire, les deux noyaux manifestent une dégénérescence cellulaire rétrograde ; cependant, si tous les auteurs s'accordent sur une dégénérescence considérable du noyau supraoptique (75 % en moyenne des cellules disparaissent), leurs avis sont très partagés en ce qui concerne le noyau paraventriculaire ; les pourcentages de cellules disparues varient de 30 à 80 %. Bodian et Maren (1951), Olivecrona (1957) estiment que le noyau paraventriculaire réagit aussi nettement que le noyau supraoptique chez le Rat.

Si le tractus supraoptico-neurohypophysaire est court et gagne par les voies les plus directes l'éminence médiane, le tractus paraventriculo-neurohypophysaire gagne d'abord le voisinage du noyau supraoptique, puis s'accole au tractus issu de ce dernier pour rejoindre la neurohypophyse. Olivecrona estime à 20 % la proportion de fibres issues du noyau paraventriculaire qui se terminent dans le noyau supraoptique. Il n'existe pas de fibres supraoptico-paraventriculaires.

Voici les questions à résoudre : les noyaux neurosécrétoires sont-ils exclusivement liés à la neurohypophyse, ou peuvent-ils

Tableau N° 75. Amplitudes d'abscisses.

Centre de référence	Amplitude d'abscisses M / m		Lot d'amplitude maximum
	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores	
Hypophyse totale	55,5	73,6	3 +
Adénohypophyse	57,0	78,5	3 +
Neurohypophyse	136,3	165,4	3
Néocortex	12,1	34,5	3 +++
Allocortex	11,0	14,7	3 +
Allocortex olfactif	12,9	15,7	3
Allocortex non olfactif	9,0	13,7	3 +
Bulbe olfactif	13,7	15,0	3
Région rétrobulbaire	13,0	14,8	3
Aire prépiriforme	15,1	17,4	3
Région périamygdalaire	16,5	21,7	3 +
Tubercule olfactif	7,0	11,0	3 ++
Archicortex	9,4	15,1	3 ++
Fascia dentata	10,1	12,1	3
Cornu Ammonis	8,9	17,1	3 +++
Schizocortex	7,9	10,8	3 +
Région entorhinale	8,2	9,9	3
Région périrhinale	6,6	10,6	3 ++
Presubiculum	7,8	12,8	3 ++
Septum (area zonalis)	9,9	11,2	3

Tableau N° 76. Volume du noyau et nombre de cellules constituantes.

Structure nucléaire	Quotient <u>Erinaceus</u> / <u>S. minutus</u>	Nb. cellules
	Volume nucl.	
Diencéphale	32,8	2,02
Epithalamus	27,5	1,50
Thalamus	35,3	1,74
Hypothalamus	30,0	1,99
Groupe médian	24,5	1,76
Groupe dorsal	46,8	2,50
Groupe ventral	36,2	1,68
Ganglion géniculé latéral	64,3	4,42

Tableau N° 77. Analyse fonctionnelle; noyaux neurosécrétoires.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>NeuroS. / H.</u>			
Coeff. corrélation	0,7194	0,9585	0,9398
Coeff. $R = r/r^0$	1,655	1,031	1,028
Constante d'équilibre	0,417	0,730	0,674
<u>NeuroS. / AH.</u>			
Coeff. corrélation	0,4433	0,9395	0,9159
Coeff. $R = r/r^0$	1,020	1,011	1,002
Constante d'équilibre	0,262	0,725	0,657
<u>NeuroS. / NH.</u>			
Coeff. corrélation	0,9648	0,9719	0,9547
Coeff. $R = r/r^0$	2,220	1,046	1,044
Constante d'équilibre	0,323	0,655	0,628
<u>NeuroS. / IH.</u>			
Coeff. corrélation	0,8531	0,9533	0,9048
Coeff. $R = r/r^0$	1,963	1,026	0,990
Constante d'équilibre	0,311	0,775	0,669

intervenir également dans la production hormonale de l'adénohypophyse ⁽¹⁾ ? Les deux noyaux neurosécrétoires ont-ils des fonctions identiques ou distinctes ? Olivecrona, sans pouvoir conclure définitivement, pense que le noyau paraventriculaire est lié à la production d'oxytocine, et le noyau supraoptique à celle d'anti-diurétine ⁽²⁾.

Dans quelle mesure la méthode d'analyse fonctionnelle peut-elle contribuer à éclaircir ce problème ? Les volumes hypophysaires, et surtout neurohypophysaires, varient dans des limites importantes chez les Insectivores. Comparativement, le noyau paraventriculaire varie dans les proportions de 1 à 24,6, et le noyau supraoptique dans les proportions de 1 à 58,3. Les résultats seront donc plus démonstratifs pour le second que pour le premier.

B) ANALYSE FONCTIONNELLE

1) ENSEMBLE DES NOYAUX NEUROSECRÉTOIRES

Les résultats de l'analyse quantitative sont donnés dans le tableau n° 77.

Les coefficients de corrélation « Noyaux neurosécrétoires par rapport à l'hypophyse » sont relativement élevés ; il existe donc une corrélation étroite entre les volumes neurosécrétoires et hypophysaires. Dans les relations suivantes, les coefficients sont plus faibles pour l'adénohypophyse et le lobe intermédiaire, plus élevés pour la neurohypophyse que pour l'hypophyse totale. Les noyaux neurosécrétoires ne sont donc liés directement qu'à la neurohypophyse. Calculés avec la constante d'équilibre moyenne des relations par rapport à l'hypophyse ($a = 0,73$), les indices de relation « Noyaux neurosécrétoires par rapport à la neurohypophyse » sont les suivants :

Po : 42	Gm : 45	Co : 58	Gg : 60	Ct : 69	Er : 70	Cr : 82
Se : 84	Tu : 91	El : 93	Rh : 94	Cc : 97	Ne : 101	Sa : 101
Te : 103	Ta : 148	Sm : 153				

⁽¹⁾ Bodian et Maren (1951) ont défendu cette dernière hypothèse, mais leur démonstration n'est pas tout à fait concluante.

⁽²⁾ Vierling (1957) trouve dans le noyau supraoptique 3 types cellulaires, dans le noyau paraventriculaire 4, et rapproche cette différenciation cytologique de la production des 3 hormones hypothalamo-neurohypophysaires : vasopressine, adiurétine et oxytocine.

Parmi les espèces à noyaux neurosécrétoires peu développés, figurent les deux espèces semi-aquatiques les mieux adaptées (*Potamogale* et *Galemys*). Cette présence semble liée au problème de l'économie de l'eau, dans lequel interviennent certainement les noyaux neurosécrétoires (production d'antidiurétine). Constatons également la parenté des Ménotyphles (*Tupaia* : i. r. = 91 ; *Elephantulus* : i. r. = 93 ; *Rhynchocyon* : i. r. = 94), qui n'est dans le cas présent que d'ordre biologique et non évolutif.

2) NOYAU SUPRAOPTIQUE

Les résultats de l'analyse quantitative sont donnés dans le tableau n° 78.

Le coefficient de corrélation « Noyau supraoptique par rapport à la neurohypophyse » traduit une corrélation très étroite entre ces deux structures. Les indices de relation sont les suivants :

Po : 38	Gg : 58	Gm : 63	Ct : 84	Co : 86	Se : 91	Sm : 93
El : 96	Sa : 97	Ne : 100	Te : 104	Ta : 106	Tu : 107	Er : 109
Cr : 113	Cc : 128	Rh : 130				

Ce classement diffère du précédent, à la fois par l'amplitude plus restreinte des indices (la relation étant plus étroite), et par la modification de l'ordre des espèces. On retrouve néanmoins les espèces semi-aquatiques en tête (*Neomys* excepté). *Talpa* constitue un cas aberrant en ce qui concerne le noyau supraoptique ; c'est l'espèce qui renferme le nombre de cellules constituant le plus faible, à la fois parce que le volume du noyau est petit (i. r. = 65), et que sa densité est faible (i. r. = 19). Dans la relation « Noyau supraoptique par rapport à la neurohypophyse », *Talpa* a un indice normal (106). Neurohypophyse et noyau supraoptique sont donc corrélativement peu développés chez la Taupe ; seule la densité cellulaire est anormalement faible ; ces deux facteurs jouent dans le même sens pour donner un nombre de cellules supraoptiques minimum.

3) NOYAU PARAVENTRICULAIRE

Les résultats de l'analyse quantitative sont donnés dans le tableau n° 79.

Le noyau paraventriculaire est moins étroitement lié à l'hypo-

physe que le noyau supraoptique. Ces résultats sont-ils dus au fait que les limites exactes de ce noyau sont plus difficiles à établir que celles du noyau supraoptique ? Les auteurs qui ont utilisé des méthodes expérimentales ou physiologiques ont rencontré le même phénomène, qui doit donc être tenu pour inhérent au noyau paraventriculaire. Pour attribuer cette corrélation moins étroite au fait qu'une partie du faisceau efférent du noyau paraventriculaire se rend, non à la neurohypophyse, mais au noyau supraoptique, il faut supposer que le contingent de ces fibres varie considérablement d'une espèce à l'autre. Cette dernière hypothèse soulève des difficultés de contrôle presque insurmontables ; les tractus hypothalamo-hypophysaires sont en effet très difficiles à mettre en évidence par imprégnations argentiques, et le dénombrement de fibres de telles préparations n'est pas possible.

Les connexions du noyau paraventriculaire avec la neurohypophyse sont peu évidentes d'après les coefficients de corrélation. Les indices de relation correspondants sont les suivants :

Gm : 28	Co : 32	Er : 33	Po : 46	Cr : 52	Ct : 54	Rh : 58
Gg : 63	Cc : 67	Tu : 76	Se : 77	El : 90	Ne : 102	Te : 103
Sa : 103	Ta : 188	Sm : 211				

Les quinze premières espèces sont relativement groupées ; l'écart de leurs indices de relation est du même ordre de grandeur que pour le noyau supraoptique. Les deux cas aberrants sont ceux de *Talpa* et de *S. minutus*, chez lesquels, à volume neurohypophysaire égal, le noyau paraventriculaire a un volume double de la normale. La tendance des espèces semi-aquatiques (*Neomys* excepté) à se grouper en tête subsiste, bien que moins accusée.

L'hypothèse d'Olivecrona (1957), suivant laquelle le noyau paraventriculaire serait à l'origine de la production d'oxytocine, n'explique pas cette particularité des espèces semi-aquatiques. Une hypothèse différente, tout aussi plausible, permet par contre de mieux comprendre les fonctions du noyau paraventriculaire. Les espèces mammaliennes primitives (*Tenrec* par exemple) montrent des formations paraventriculaires accessoires, disséminées entre les noyaux paraventriculaire et supraoptique, c'est-à-dire sur la portion proximale du tractus paraventriculo-neurohypophysaire. On peut considérer ces formations comme le résultat de migrations cellulaires du noyau paraventriculaire le long de ce tractus ⁽³⁾.

⁽³⁾ Cette hypothèse est conforme à la présence, chez les Vertébrés inférieurs, d'un seul noyau neurosécrétoire, le noyau préoptique, dont la situation est voisine de celle du noyau paraventriculaire (voir Meyer, 1935).

Cette origine commune laisse penser que le noyau supraoptique a des fonctions analogues à celles du noyau paraventriculaire. Or, on connaît assez bien les fonctions du noyau supraoptique ; il assure la production d'antidiurétine au niveau de la neurohypophyse. Le noyau paraventriculaire réagit différemment, comme si certaines de ses cellules étaient liées à la production d'antidiurétine, et les autres à une autre fonction (production d'oxytocine, par exemple).

On peut donc supposer qu'à partir de la formation neurosécrétoire préoptique, assurant une seule fonction, s'est peu à peu imposée la nécessité d'assurer deux fonctions distinctes, en même temps que certaines cellules migraient le long du tractus hypothalamo-hypophysaire. Le noyau constitué par cette migration, plus jeune phylogénétiquement, est le noyau supraoptique : il est homogène architectoniquement et fonctionnellement et reste, par quelques fibres paraventriculo-supraoptiques, sous la dépendance du noyau le plus vieux phylogénétiquement, le noyau paraventriculaire. Ce dernier noyau contrôle le fonctionnement du noyau supraoptique, mais peut également contribuer lui-même à la fonction antidiurétique par quelques cellules, les autres étant liées à la production d'oxytocine. Il existerait donc, dans le noyau paraventriculaire, deux catégories de cellules. Or on y trouve précisément à la fois des cellules de grande taille (comparables aux cellules supraoptiques) et des cellules de taille plus petite ; on peut donc penser que chacune des deux catégories cellulaires est à l'origine d'une fonction bien définie.

On comprend dès lors que les relations fonctionnelles de la neurohypophyse soient plus étroites avec le noyau supraoptique qu'avec le noyau paraventriculaire, hétérogène, et que les espèces à nombre de cellules supraoptiques faible (*Talpa* notamment) aient en compensation un noyau paraventriculaire de grande taille. Enfin, les faibles indices de relation de *Galemys* et de *Potamogale* aussi bien dans la relation « Noyau supraoptique par rapport à la neurohypophyse » que dans la relation « Noyau paraventriculaire par rapport à la neurohypophyse » se comprennent si ces deux centres jouent un rôle dans la production d'antidiurétine.

C) RESULTATS

La méthode d'analyse fonctionnelle conduit aux résultats suivants :

1) Chez les Insectivores, les noyaux neurosécrétoires hypothala-

Tableau N° 78. Analyse fonctionnelle; noyau supraoptique.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>S.II / H.</u> Coeff. corrél.	0,6973	0,9660	0,9314
Coeff. R = r/r^0	1,604	1,039	1,019
Constante d'équilibre	0,868	0,808	0,733
<u>S.II / AH.</u> Coeff. corrél.	0,3937	0,9403	0,9009
Coeff. R = r/r^0	0,906	1,012	0,985
Constante d'équilibre	0,500	0,797	0,709
<u>S.II / NH.</u> Coeff. corrél.	0,9863	0,9977	0,9652
Coeff. R = r/r^0	2,269	1,074	1,056
Constante d'équilibre	0,710	0,739	0,697
<u>S.II / IH.</u> Coeff. corrél.	0,7133	0,9567	0,9049
Coeff. R = r/r^0	1,641	1,029	0,990
Constante d'équilibre	0,560	0,854	0,734

Tableau N° 79. Analyse fonctionnelle; noyau paraventriculaire.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Pv / H.</u> Coeff. corrél.	0,0235	0,8700	0,8806
Coeff. R = r/r^0	0,054	0,936	0,963
Constante d'équilibre	-0,008	0,651	0,617
<u>Pv / AH.</u> Coeff. corrél.	0,0137	0,8614	0,8650
Coeff. R = r/r^0	0,031	0,927	0,946
Constante d'équilibre	0,005	0,653	0,606
<u>Pv / NH.</u> Coeff. corrél.	0,3593	0,8583	0,8736
Coeff. R = r/r^0	1,287	0,924	0,956
Constante d'équilibre	-0,109	0,569	0,561
<u>Pv / IH.</u> Coeff. corrél.	0,0228	0,8679	0,8360
Coeff. R = r/r^0	0,052	0,934	0,915
Constante d'équilibre	-0,005	0,693	0,604

Tableau N° 80. Analyse fonctionnelle; Habemula.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Hm / AlloC. olf.</u>			
Coeff. corrélation	0,9212	0,9703	0,9110
Coeff. R = r/r^0	1,040	1,020	0,996
Constante d'équilibre	1,182	1,128	1,174
<u>Hl / AlloC. olf.</u>			
Coeff. corrélation	0,9565	0,9786	0,9480
Coeff. R = r/r^0	1,080	1,029	1,037
Constante d'équilibre	1,150	1,308	1,305
Indices de relation Hm / AlloC. olf. :			
Se: 53	Te: 67	Rh: 77	El: 85
Ct: 107	Sm: 122	Cr: 140	Sa: 85
Gm: 159	Ne: 180	Tu: 141	Co: 103
	Po: 336	Gg: 147	Cc: 148
			Ta: 151
Indices de relation Hl / AlloC. olf. :			
Se: 66	Sa: 79	Co: 87	Rh: 88
Ct: 105	Gg: 107	Sm: 108	Er: 91
Ta: 164	Gm: 177	Po: 261	Te: 91
			El: 93
			Cc: 138
			Ne: 140

miques sont liés à la seule neurohypophyse. Ce résultat est conforme à celui que fournit l'étude expérimentale chez d'autres Mammifères. Toutefois, Olivecrona (1957) signale chez le Rat blanc une diminution nette du nombre de cellules du lobe intermédiaire (—30 %) consécutive à la destruction du noyau paraventriculaire. Ce dernier point n'a pas été confirmé chez les Insectivores.

2) Le noyau supraoptique est intimement lié à la neurohypophyse ; le noyau paraventriculaire montre une corrélation bien plus lâche. Ce résultat est lui aussi parallèle à ceux que fournissent les études expérimentales ; si tous les auteurs s'accordent pour trouver une dégénérescence cellulaire rétrograde d'environ 75 % dans le noyau supraoptique après section de la tige hypophysaire, ils divergent énormément quand il s'agit du noyau paraventriculaire (30 à 80 % de dégénérescence, certains auteurs ne trouvant même aucune dégénérescence visible).

3) La présence, dans la relation « Noyau supraoptique par rapport à la neurohypophyse », d'indices de relation faibles pour deux espèces semi-aquatiques bien adaptées (*Potamogale* et *Galemys*), s'accorde avec l'hypothèse suivant laquelle le noyau supraoptique contrôlerait la production, par la neurohypophyse, de l'hormone antidiurétique. Il faut noter à cet égard que *Talpa* manifeste des rapports hypothalamo-neurohypophysaires normaux (i. r. = 106), et que la petitesse de la neurohypophyse est fonction directe de celle du noyau supraoptique (ou inversement). Mais les causes de ce faible développement (retrouvé par Azzali — 1954 — dans les quantités de neurosécrétat) restent une énigme.

4) Enfin, l'hypothèse qui cadre le mieux avec l'analyse fonctionnelle du noyau paraventriculaire, ainsi qu'avec la comparaison des Vertébrés inférieurs, attribue à ce dernier noyau deux fonctions distinctes : l'une semblable à celle du noyau supraoptique (contrôle de la production d'antidiurétine), l'autre distincte (contrôle de la production d'oxytocine).

Les résultats que fournit l'analyse fonctionnelle, bien que limités, ne sont pas décevants.

IV. — LES NOYAUX THALAMIQUES LIÉS A L'ALLOCORTEX

A) CONSIDERATIONS PRELIMINAIRES

Le thalamus comporte des noyaux néothalamiques (qui se projettent sur le néocortex) et des noyaux truncothalamiques (sans projection néocorticale). Les noyaux néothalamiques sont :

- les noyaux antérieurs ;
- le noyau médial ;
- les noyaux dorsaux ;
- les noyaux ventraux ;
- les ganglions géniculés ;
- le noyau réticulé.

Les noyaux truncothalamiques constituent le reste du thalamus ⁽¹⁾. Certains sont liés au striatum (noyaux parafasciculaires et médians), d'autres à des formations surtout mésencéphaliques (pretectum). Les noyaux liés à l'allocortex sont :

- | | | |
|------------------------------|---|---|
| a) le ganglion de l'habénula | } | connexions paléocorticales |
| b) le noyau parataenial | | |
| c) les noyaux antérieurs | | connexions archicorticales ⁽²⁾ |

Il n'est pas étonnant de trouver peu de structures liées à la fonction olfactive dans le thalamus ; ce dernier est en effet un centre relais vers le télencéphale de toutes les afférences sensorielles, sauf les afférences olfactives, qui sont directement liées au

⁽¹⁾ Starzl et Magoun (1951) distinguent une troisième catégorie de noyaux thalamiques : les centres à projection diffuse, dans laquelle ils placent : le centre médian, les noyaux centraux (central médian et intralamellaires), les noyaux antérieurs, le noyau ventral oral et la région polaire du noyau réticulé.

⁽²⁾ Le problème des connexions thalamocorticales a été traité par les auteurs suivants : d'Hollander et Ghisland, 1927 ; Leblanc, 1928 ; Chu, 1932 b ; Le Gros Clark, 1932 b ; Le Gros Clark et Boggon, 1933 a et b ; Waller, 1934 et 1940 ; Walker, 1935, 1936 et 1938 a ; Waller et Barris, 1937 ; Crouch et Thompson, 1938 a ; Stoffels, 1939 ; Crouch, 1940 ; Lashley, 1941 ; Gerebtzoff et Wauters, 1941 ; Bodian, 1942 ; J. Rose et Woolsey, 1943 et 1948 ; Goldby, 1943 ; Mettler, 1947 ; Combs, 1949 et 1951 ; von Bonin et Green, 1949 ; Kühlenbeck, 1951 ; Chow, 1952 ; Le Gros Clark et Powell, 1953 ; Auer, 1956 ; Chow et Pribram, 1956 ; Macchi et Arduini, 1958 ; Feremutsch et Simma, 1959.

cerveau antérieur (rhinencéphale) ⁽³⁾. Les centres thalamiques liés au paléocortex olfactif ont pour afférences la strie médullaire ; les centres qui peuvent recevoir des fibres de ce faisceau sont le ganglion de l'habénula, le noyau parataenial, et enfin le noyau antéro-dorsal, bien qu'aucune expérience ne soit venue confirmer cette dernière hypothèse ⁽⁴⁾.

Le groupe antérieur envoie ses fibres vers le gyrus cingulaire. Il est alimenté par le faisceau mamillo-thalamique de Vicq d'Azyr, provenant lui-même du corps mamillaire. C'est pourquoi les rapports fonctionnels mamillo-antérieurs seront analysés. Le corps mamillaire est lui-même sous la dépendance (non exclusive) du fornix, qui provient de l'archicortex. La connexion archicortico-antérieure est donc indirecte et il sera bon d'étudier à la fois les rapports hippocampo-mamillaires et hippocampo-antérieurs.

B) LES CONNEXIONS OLFACTO-THALAMIQUES ⁽⁵⁾

1) LE GANGLION DE L'HABÉNULA

L'épithalamus est lié, nous l'avons vu, à l'allocortex et non au néocortex, et plus précisément à l'allocortex olfactif. Le ganglion de l'habénula étant formé de deux noyaux, recherchons lequel de ces deux noyaux est plus étroitement lié à l'allocortex olfactif. Les résultats de ces recherches sont mentionnés dans le tableau n° 80.

Le noyau habénulaire latéral suit plus étroitement les variations interspécifiques de l'allocortex olfactif que le noyau médial. Ce dernier a également des coefficients de corrélation élevés, mais du même ordre de grandeur que ceux de l'habénula entière, et nettement inférieurs à ceux du noyau habénulaire latéral. Il est probable que le noyau habénulaire latéral, situé au contact de la strie médullaire, reçoit la majorité des fibres, alors que le noyau médial,

⁽³⁾ On trouvera une mise au point récente des centres et connexions rhinencéphaliques dans Thomalske, Klinger et Woringer (1957) et dans Gastaut et Lammers (1961).

⁽⁴⁾ Des expériences, comme celles de Lashley et Sperry (1943) sur le Rat, montrent qu'aucun des noyaux antérieurs n'intervient dans l'olfaction.

⁽⁵⁾ Kriszat (1940) a fait une étude éthologique des divers organes des sens de la Taupe, dans laquelle il a montré la prépondérance absolue de l'olfaction sur tous les autres sens dans la recherche de la nourriture. Lindemann (1951) a confirmé, dans une étude analogue, cette prépondérance olfactive chez le Hérisson.

plus éloigné vers le plan médian, n'en reçoit qu'un faible contingent.

Les indices de relation « Noyau habénulaire latéral par rapport à l'allocortex olfactif » sont d'amplitude assez restreinte et les espèces y sont rangées avec une certaine confusion. Ces deux faits traduisent une corrélation étroite. Les indices de relation du noyau habénulaire médial sont au contraire plus étalés dans les deux sens, et l'on y trouve, en très accentuée par rapport au classement précédent, une distribution des espèces fonction de leur degré de macrosmie ; l'ordre est en effet le suivant :

Tenrecinae - Erinaceidae - Macroscelididae - Soricinae terrestres - Crocidurinae - Chrysochloridae - Lémuriens - Talpinae - Semi-aquatiques.

Notons la présence, parmi les espèces très macrosmatiques, non seulement des familles les plus primitives (Insectivores trichophores), mais également des Macroscelididae, aussi macrosmatiques que les Soricidae terrestres. Le développement du néocortex chez ces animaux n'est donc pas lié à une régression du système olfactif, comme l'admettent trop d'auteurs sur la considération du groupe des Primates. Remarquons ensuite la situation normale des Lémuriens (*Galago* et *Tupaia*), moins macrosmatiques que les Macroscelididae, mais compris néanmoins entre les Taupes dorées et les Taupes, Insectivores typiques. Les Lémuriens ne manifestent donc aucune tendance à la microsmie ; la régression de l'appareil olfactif ne survient que chez les Primates supérieurs.

Une autre remarque, déjà faite bien souvent, concerne la présence des espèces semi-aquatiques parmi les « moins macrosmatiques », et la position isolée de *Potamogale*. L'adaptation à la vie aquatique même quand elle est faible (*Neomys*, par exemple), est donc suivie ipso facto d'une régression olfactive relative, et cette régression est telle chez *Potamogale* qu'on peut y voir un premier pas vers l'anosmie des Cétacés Odontocètes. Il est curieux que cette adaptation entraîne également un fort développement du néocortex ⁽⁶⁾. L'adaptation à la vie aquatique est donc suivie (vision exceptée) des mêmes processus que l'adaptation à la vie arboricole, mais, dans la conquête du monde, les espèces aquatiques ont moins bien réussi que les arboricoles.

⁽⁶⁾ Sauf chez les espèces herbivores ; comme le fait justement remarquer Fischel (1943), le régime herbivore n'est pas favorable au développement de la « Psyché », parce que les animaux ne sont pas contraints à des efforts considérables pour la recherche de leur nourriture.

Une dernière remarque concerne l'emplacement des espèces adaptées à la vie fouisseuse. Chrysochloridae et surtout Talpidae, se situent au voisinage des Lémuriens. La vie souterraine semble donc contrarier les fonctions olfactives (probablement par suite d'une vie en milieu confiné).

Un deuxième point à élucider est de savoir avec quelle région de l'allocortex olfactif le ganglion de l'habénula est en rapport. Les afférences à l'habénula étant représentées par la strie médullaire, il faut analyser, dans la mesure du possible, les diverses sources de cette dernière. Parmi les données quantitatives à notre disposition, l'analyse peut être faite avec :

- l'aire prépiriforme (Prpi), à l'origine du tractus cortico-habénulaire ;
- le cortex périamygdalaire (Pam) (7), pris comme représentant de l'amygdale elle-même qui concourt, via la strie terminale, à la formation du tractus cortico-habénulaire latéral ;
- le tubercule olfactif (Tol), à l'origine du tractus olfacto-habénulaire ;
- enfin, chacun des centres précédents étant olfactif secondaire, le bulbe olfactif (Bol), centre olfactif primaire.

La strie médullaire a d'autres origines, dont il n'existe pas de données quantitatives directes (Septum, en volume ; aires préoptiques et hypothalamiques antérieures ; enfin, par l'intermédiaire du fornix, l'hippocampe (8)).

Les résultats de l'analyse quantitative sont donnés dans le tableau n° 81.

Le centre cortical qui manifeste la corrélation la plus étroite avec l'habénula est le cortex périamygdalaire ; puis viennent le bulbe olfactif et le cortex prépiriforme, avec un léger avantage à ce dernier, enfin, avec un coefficient de corrélation faible, le tubercule olfactif. Avant de discuter plus avant ces résultats, cherchons le résultat des mêmes relations, non plus avec l'habénula toute entière, mais avec le seul noyau habénulaire latéral, puisque ce

(7) D'après les expériences d'Allen (citées par Le Magnen, 1961), seules les ablations du cortex périamygdalaire ou de l'aire prépiriforme suppriment la perception olfactive. L'ablation du tubercule olfactif est sans effet sur cette perception.

(8) De nombreux auteurs ont montré (par exemple Sprague et Meyer, 1950 ; ou Powell et Cowan, 1955) qu'aucune fibre d'origine hippocampale ne parvient à l'habénula. Gerebtzoff (1941 b) avait défendu l'opinion inverse.

Tableau N° 81. Habenula; origine de la strie médullaire.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Hab. / Bol.</u> Coeff. corrél.	0,9438	0,9804	0,9276
Coeff. $R = r/r^0$	1,065	1,030	1,014
Constante d'équilibre	1,161	1,178	1,191
<u>Hab. / Prpi.</u> Coeff. corrél.	0,9511	0,9799	0,9441
Coeff. $R = r/r^0$	1,074	1,030	1,032
Constante d'équilibre	1,020	1,200	1,232
<u>Hab. / Pam.</u> Coeff. corrél.	0,9711	0,9820	0,9619
Coeff. $R = r/r^0$	1,096	1,032	1,052
Constante d'équilibre	1,097	1,173	1,196
<u>Hab. / Tol.</u> Coeff. corrél.	0,7740	0,9713	0,8923
Coeff. $R = r/r^0$	0,874	1,021	0,976
Constante d'équilibre	1,526	1,481	1,337

Tableau N° 82. Noyau habénulaire latéral; connexions.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Hl / Bol.</u> Coeff. corrél.	0,9573	0,9835	0,9391
Coeff. $R = r/r^0$	1,081	1,034	1,027
Constante d'équilibre	1,147	1,243	1,239
<u>Hl / Prpi.</u> Coeff. corrél.	0,9644	0,9814	0,9535
Coeff. $R = r/r^0$	1,089	1,031	1,043
Constante d'équilibre	1,007	1,264	1,278
<u>Hl / Pam.</u> Coeff. corrél.	0,9792	0,9832	0,9703
Coeff. $R = r/r^0$	1,105	1,033	1,061
Constante d'équilibre	1,077	1,235	1,239
<u>Hl / Tol.</u> Coeff. corrél.	0,8022	0,9776	0,9095
Coeff. $R = r/r^0$	0,906	1,027	0,995
Constante d'équilibre	1,539	1,567	1,401

Tableau N° 83. Noyau habénulaire médial; connexions.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Hm / Bol.</u> Coeff. corrél.	0,9242	0,9735	0,8975
Coeff. $R = r/r^0$	1,043	1,023	0,982
Constante d'équilibre	1,181	1,070	1,108
<u>Hm / Prpi.</u> Coeff. corrél.	0,9317	0,9756	0,9175
Coeff. $R = r/r^0$	1,052	1,025	1,004
Constante d'équilibre	1,038	1,092	1,151
<u>Hm / Pam.</u> Coeff. corrél.	0,9581	0,9779	0,9377
Coeff. $R = r/r^0$	1,082	1,028	1,026
Constante d'équilibre	1,124	1,068	1,121
<u>Hm / Tol.</u> Coeff. corrél.	0,7363	0,9592	0,8548
Coeff. $R = r/r^0$	0,831	1,008	0,935
Constante d'équilibre	1,508	1,337	1,232

noyau suit de plus près que le noyau médial les variations olfactives (tableau n° 82).

Le cortex périamygdalaire se confirme être le centre le plus étroitement lié, et le tubercule olfactif, comme le centre fonctionnellement le plus éloigné du noyau habénulaire latéral. Entre bulbe olfactif et aire prépiriforme, le choix est très difficile, mais il semble que le bulbe soit lié au noyau habénulaire latéral par une corrélation plus étroite qu'avec l'ensemble de l'habénula. Il est tentant de penser que ces différences proviennent de ce que chacun des deux noyaux habénulaires reçoit des fibres d'origine différente. Cette remarque conduit donc à calculer les relations précédentes avec le noyau habénulaire médial (tableau n° 83).

Les résultats sont parallèles à ceux des relations analogues du noyau habénulaire latéral, avec des coefficients de corrélation plus faibles. L'ordre des aires corticales liées au noyau habénulaire médial est le suivant : aire périamygdalaire, aire prépiriforme, bulbe olfactif et, loin derrière, le tubercule olfactif. Il n'y a donc pas de ségrégation des afférences olfactives entre les deux noyaux habénulaires, et l'un comme l'autre sont liés aux trois aires suivantes : cortex périamygdalaire, aire prépiriforme et bulbe olfactif, c'est-à-dire le centre olfactif primaire, et les deux centres olfactifs secondaires vrais, les seuls dont la lésion perturbe la perception olfactive. Que les lésions du tubercule olfactif soient sans effet sur la perception olfactive, et que ce centre n'intervienne pas dans les afférences habénulaires, conduisent à définir le ganglion de l'habénula comme le centre diencéphalique « olfactif ».

Indices de relation « Habénula / Bol » :

Se : 56	Te : 71	Er : 83	Sa : 93	Rh : 95	Co : 97	El : 105
Sm : 118	Gg : 119	Ct : 121	Cr : 139	Ta : 142	Tu : 153	Cc : 164
Ne : 192	Gm : 226	Po : 315				

Indices de relation « Habénula / Prpi » :

Se : 58	Er : 81	Te : 83	El : 84	Rh : 86	Sa : 86	Co : 88
Ct : 93	Gg : 118	Cr : 127	Cc : 132	Sm : 132	Tu : 142	Ta : 145
Ne : 152	Gm : 183	Po : 267				

Indices de relation « Habénula / Pam » :

Se : 55	Rh : 67	Er : 75	El : 77	Te : 83	Sa : 92	Co : 103
Cr : 111	Gm : 117	Gg : 120	Tu : 122	Ct : 137	Sm : 139	Ta : 142
Ne : 142	Cc : 156	Po : 196				

Ces trois classements ne diffèrent que dans le détail ; tous trois rangent en tête les espèces vraiment macrosmatiques, en queue les espèces semi-aquatiques. On peut remarquer toutefois ce fait particulier, que l'amplitude des indices n'est pas identique. L'amplitude la plus vaste concerne le bulbe olfactif, la plus restreinte le cortex périamygdalaire ; il s'agit donc dans ce dernier cas d'une corrélation étroite. Toutefois, même dans ce cas, les espèces ne sont pas distribuées au hasard, comme l'exigerait une corrélation fonctionnelle ; on retrouve les formes macrosmatiques en tête ; seuls les semi-aquatiques ne sont plus groupés. Il s'ensuit donc que, de toutes les aires olfactives analysées, le cortex périamygdalaire est le plus étroitement lié à l'habénula, mais il existe une « allométrie fonctionnelle » entre ces deux centres ; pour une même surface corticale, l'habénula est plus petite que la normale chez les macrosmatiques, et plus grande que la normale chez les semi-aquatiques (notamment *Potamogale*). Cette anomalie s'explique soit par le fait que l'habénula reçoit d'autres afférences que celles qui proviennent du cortex périamygdalaire, soit plutôt parce que l'habénula, centre olfactif tertiaire, est « en retard » sur les variations volumétriques des centres olfactifs directs. Cette dernière hypothèse permet de comprendre assez aisément la place des espèces semi-aquatiques : si l'adaptation à ce mode de vie est suivie d'une réduction, faible ou forte, des centres olfactifs, cette réduction, phylogénétiquement récente, a peu retenti sur les centres qui en reçoivent leurs afférences.

Ainsi, dans la relation « Habénula par rapport au poids somatique », *Potamogale* (i.r. = 112) est au même stade de développement qu'*Erinaceus* (i.r. = 115). Dans la relation « Habénula par rapport au bulbe olfactif », la différence d'indices (*Erinaceus* : 83 et *Potamogale* : 315) est maximum : à taille habénulaire égale, le bulbe olfactif est près de quatre fois plus petit chez l'espèce semi-aquatique. Dans la relation « Habénula par rapport à l'aire prépiriforme » (indices : *Erinaceus* : 81 et *Potamogale* : 267), le lobe prépiriforme, à taille habénulaire égale, est environ trois fois plus petit chez l'espèce semi-aquatique. Entre les centres olfactifs primaire et secondaire, la différence des indices diminue, la régression est moins accentuée. Enfin, dans la relation « Habénula par rapport au cortex périamygdalaire », les indices (*Erinaceus* : 75 et *Potamogale* : 196) sont entre eux comme 1 et 2,6. Par rapport aux variations d'un centre nerveux primaire, les varia-

tions des centres d'ordre n sont donc d'autant plus faibles que l'ordre est plus élevé.

Le centre diencéphalique de l'habénula est assez étroitement lié aux cortex périamygdalaire et prépiriforme, tous deux centres olfactifs secondaires vrais ; des deux noyaux qui constituent le ganglion de l'habénula, c'est le noyau latéral qui manifeste les corrélations les plus étroites. Il n'est pas possible de déterminer s'il existe ou non une ségrégation des afférences allant à chacun de ces deux noyaux.

2) LE NOYAU PARATAENIAL

Le noyau parataenial appartient, comme le noyau médial, au groupe médial. Chez les Mammifères supérieurs, le noyau médial, lié au cortex préfrontal, est censé avoir des fonctions intégratrices de niveau supérieur, tandis que le noyau parataenial, truncothalamique et de taille réduite, reste probablement dans la sphère olfactive. Chez les Insectivores, il n'est pas sûr que le noyau médial ne soit le siège de fonctions olfactives importantes, en dépit de sa nature purement mammalienne.

L'analyse fonctionnelle du noyau parataenial donne les résultats mentionnés dans le tableau n° 84.

Le noyau parataenial n'est pas lié au néocortex ; ses connexions sont allocorticales olfactives ⁽⁹⁾. Les indices de relation correspondants sont les suivants :

Cr : 64	Te : 67	Se : 74	Rh : 83	Sa : 89	Ct : 91	El : 93
Ne : 100	Gg : 103	Co : 119	Sm : 125	Ta : 128	Er : 133	Gm : 146
Tu : 150	Cc : 174	Po : 208				

Ce classement est analogue à celui de la relation « Habénula par rapport à l'allocortex olfactif » : espèces macrosomatiques en tête, semi-aquatiques à la fin, mais ces dernières ont des indices bien moins élevés.

Recherchons maintenant avec quel centre olfactif le noyau parataenial manifeste les corrélations les plus étroites. Les résultats sont groupés dans le tableau n° 85.

⁽⁹⁾ Adey, Dunlop et Sunderland (1958) affirment que le noyau parataenial reçoit des fibres issues de l'aire entorhinale, qui appartient au schizocortex. Ces fibres sont probablement de faible importance numérique.

Tableau N° 84. Analyse fonctionnelle; noyau parataenial.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Pt / NéoC.</u>			
Coeff. corrélation	0,8424	0,9492	0,7987
Coeff. $R = r/r^0$	0,951	0,998	0,873
Constante d'équilibre	1,441	1,527	0,855
<u>Pt / AlloC.</u>			
Coeff. corrélation	0,8978	0,9852	0,9675
Coeff. $R = r/r^0$	1,013	1,036	1,058
Constante d'équilibre	1,531	1,532	1,467
<u>Pt / AlloC. olf.</u>			
Coeff. corrélation	0,8671	0,9723	0,9561
Coeff. $R = r/r^0$	0,979	1,022	1,046
Constante d'équilibre	1,354	1,370	1,384
<u>Pt / AlloC. Nolf.</u>			
Coeff. corrélation	0,9027	0,9628	0,9094
Coeff. $R = r/r^0$	1,019	1,012	0,995
Constante d'équilibre	1,636	1,689	1,374

Tableau N° 85. Noyau parataenial; connexions.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Pt / Bol.</u> Coeff. corrélation	0,9006	0,9739	0,9438
Coeff. $R = r/r^0$	1,017	1,024	1,032
Constante d'équilibre	1,401	1,297	1,309
<u>Pt / Prpi.</u> Coeff. corrélation	0,8613	0,9749	0,9558
Coeff. $R = r/r^0$	0,972	1,025	1,045
Constante d'équilibre	1,168	1,323	1,347
<u>Pt / Pam.</u> Coeff. corrélation	0,7540	0,9669	0,9578
Coeff. $R = r/r^0$	0,851	1,016	1,047
Constante d'équilibre	1,077	1,280	1,287
<u>Pt / Tol.</u> Coeff. corrélation	0,8925	0,9654	0,9179
Coeff. $R = r/r^0$	1,007	1,015	1,004
Constante d'équilibre	2,224	1,631	1,487

Tableau N° 86. Analyse fonctionnelle; noyau médial.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>M / NéoC.</u> Coeff. corrélation	0,9375	0,9649	0,8955
Coeff. $R = r/r^0$	1,058	1,014	0,979
Constante d'équilibre	1,052	1,557	1,112
<u>M / AlloC.</u> Coeff. corrélation	0,9041	0,9889	0,9224
Coeff. $R = r/r^0$	1,021	1,039	1,009
Constante d'équilibre	1,012	1,542	1,622
<u>M / Bol.</u> Coeff. corrélation	0,9508	0,9769	0,9000
Coeff. $R = r/r^0$	1,073	1,027	0,984
Constante d'équilibre	0,970	1,305	1,448

D'après l'ensemble des Insectivores, l'ordre des corrélations décroissantes est : cortex périamygdalaire, aire prépiriforme, bulbe olfactif et tubercule olfactif. D'après les Insectivores terrestres, cet ordre est : aire prépiriforme, bulbe olfactif, cortex périamygdalaire et tubercule olfactif. Le noyau parataenial n'a donc certainement pas de corrélations fonctionnelles avec le tubercule olfactif, mais avec les centres olfactifs vrais. A l'inverse de l'habénula, il semble plus lié au cortex prépiriforme qu'au cortex périamygdalaire.

Les indices de relation « Noyau parataenial par rapport à l'aire prépiriforme » sont les suivants :

Cr : 66	Se : 70	Te : 70	Ct : 81	Rh : 84	El : 87	Sa : 95
Ne : 98	Gg : 101	Co : 113	Ta : 116	Er : 125	Sm : 146	Gm : 157
Tu : 162	Cc : 163	Po : 192				

On retrouve dans ce classement les espèces macrosmatiques en tête, les espèces semi-aquatiques vers la fin. Les afférences olfactives, toutefois, ne semblent pas exclusives. Un examen rapide de la littérature montre des appréciations très diverses sur les connexions de ce noyau. Si tous les auteurs sont unanimes sur sa nature truncothalamique, certains affirment qu'il reçoit des afférences de la strie médullaire (Kuhlenbeck, 1951 ; Hassler, 1959) ; d'autres contestent ou dénie ces afférences (Gurdjian, 1927 ; Suzuki, 1936) ; les afférences seraient alors striées (Suzuki, 1936 ; J. Rose et Woolsey, 1943 ; Sheps, 1945) ou pallidées (Combs, 1951), ou encore préoptiques et hypothalamiques (Powell et Cowan, 1954). Les résultats de l'analyse fonctionnelle sont toutefois assez nets chez les Insectivores pour confirmer la nature olfactive d'un contingent non négligeable de fibres afférentes médullaires au noyau parataenial.

Ainsi, par la voie de la strie médullaire, des afférences olfactives parviennent rapidement au thalamus ; ces connexions sont probablement amygdalo-habénulaires et prépiriformo-parataeniales. La première voie, qui décharge ensuite, par le faisceau rétroflexe, sur le ganglion interpédonculaire, est phylogénétiquement plus ancienne que la seconde, dont les fibres efférentes vont au pallidum et de là, par une voie plus longue, au tegmentum mésencéphalique.

3) LE NOYAU MÉDIAL

La taille que prend le noyau médial chez les Primates (et plus encore chez les Cétacés anosmatiques — Kruger, 1959 —) est peu compatible avec des fonctions olfactives. Des considérations d'anatomie comparée et de phylogénèse laissent toutefois penser que ce noyau, lié antérieurement au noyau parataenial, isolé avec l'épithalamus du reste de la couche optique par la lame médullaire interne, a probablement, chez tous les Mammifères, des fonctions qui sont d'ordre viscéral ⁽¹⁰⁾. Par ailleurs, on peut perturber la perception olfactive en lésant les cortex prépiriforme et périamygdalaire, mais aussi le cortex préfrontal, lié au noyau médial. On peut éliminer, pour le noyau médial, les connexions archicorticales, puisque ce noyau est particulièrement petit chez les Macroscelididae, qui ont un hippocampe de grande taille. Il suffit donc d'analyser les relations qui lient le noyau médial au néocortex, à l'allocortex et au bulbe olfactif, centre olfactif primaire (tableau n° 86).

Le noyau médial, chez les Insectivores, n'a pas de relations néocorticales très étroites, puisque le coefficient de corrélation est plus faible que pour la relation par rapport à l'allocortex ⁽¹¹⁾. On constate en outre que si le noyau médial n'a pas, avec le bulbe olfactif, des liens étroits, ces liens sont néanmoins supérieurs à ceux qui l'unissent au néocortex. On peut donc supposer que le noyau médial intervient, d'une façon inconnue, dans le circuit olfactif ⁽¹²⁾. On peut faire, sur la répartition topographique de la fonction olfactive dans le noyau médial deux hypothèses ; ou bien les afférences olfactives parviennent dans toute l'étendue du noyau médial, concurremment avec d'autres afférences, et ce noyau joue le rôle de centre coordinateur (mélangeur d'afférences) ; ou bien ces afférences ne parviennent qu'à une portion spécialisée du noyau

⁽¹⁰⁾ Le Gros Clark et Boggon (1933) chez le Chat et le Rat ont montré que seule la portion latérale du noyau médial est liée au cortex frontal. La région médiale a des connexions hypothalamiques. En 1950, Le Gros Clark et Meyer proposent la théorie du noyau médial relais sur la voie hypothalamus-néocortex. Showers (1958), par excitation du noyau médial, obtient des réponses motrices, viscérales et émotionnelles, que supprime seule la destruction du striopallidum.

⁽¹¹⁾ Chez l'Homme, dans un cas pathologique d'hémidécortication quasi totale, Powell (1952) note la présence d'un bon nombre de cellules médiales normales (due aux connexions hypothalamiques).

⁽¹²⁾ Guillery (1959) trouve au noyau médial des afférences issues du septum médial, de la bande diagonale de Broca et du N. accumbens.

médial ; le reste du noyau, à fonctions différentes, pourrait chez les Primates croître dans de grandes proportions. Bien que la subdivision architectonique fréquente du noyau médial (en parties médiale et latérale) vienne à l'appui de la seconde hypothèse, les fonctions du lobe préfrontal font plutôt pencher pour la première. Il est probable, dans ces conditions, que le noyau médial reçoive ses afférences olfactives via la région préoptique (Powell et Cowan, 1954), ou encore par l'intermédiaire du noyau habénulaire latéral (connexion décrite par Bodian, 1940). Parmi les autres afférences possibles, citons celle décrite par Papez (1932) avec le noyau ventral médial (centre gustatif), qui ferait donc de ce noyau le mélangeur des sensations olfactives et gustatives, si souvent associées. On a cité également des afférences trigéminales (d'Hollander et Ghisoland, 1927), lemniscales médiales (Krieg, 1944), amygdaliennes (Fox, 1949), néocorticales (cingulum, gyrus orbitaire et frontopolaire, Papez, 1937), archicorticales (région entorhinale et corne d'Ammon, Adey, Dunlop et Sunderland, 1958), enfin striées et pallidées (Hassler, 1959). Retenons-en la quasi-certitude de l'arrivée au noyau médial d'influx olfactifs, et l'hypothèse intéressante qui ferait de ce noyau un « mélangeur olfacto-gustatif ».

4) CONCLUSIONS

Trois formations thalamiques au moins reçoivent des afférences olfactives. Pour deux d'entre elles, ces afférences sont d'ordre trois ; le ganglion de l'habénula, alimenté par le cortex périamygdalaire, centre olfactif secondaire, décharge sur le ganglion interpédonculaire par le faisceau rétrofleuve de Meynert ; le noyau parataenial reçoit ses afférences du cortex prépiriforme, autre centre olfactif secondaire, et décharge probablement sur le pallidum. Le troisième centre thalamique à afférences olfactives est d'ordre plus élevé, car ses afférences doivent provenir soit de l'aire préoptique, soit encore de l'amygdale. Ces influx olfactifs sont probablement mélangés dans le noyau médial à d'autres influx (peut-être aux influx gustatifs issus du noyau ventral médial).

C) LES CONNEXIONS HIPPOCAMPO-THALAMIQUES

La principale voie efférente de la corne d'Ammon est représentée par le fornix, qui va au corps mamillaire (mais donne des col-

latérales ou des fibres à d'autres formations hypothalamiques) ; le corps mamillaire se projette sur le thalamus antérieur, par le faisceau mamillothalamique de Vicq d'Azyr ; il reçoit d'autres afférences que le fornix (antérieures, à travers l'aire prémamillaire ; postérieures, par le pédoncule mamillaire), et donne naissance en outre au tractus mamillo-tegmentaire.

1) LES CONNEXIONS HIPPOCAMPO-ANTÉRIEURES ⁽¹³⁾

Nous avons déjà vu que les noyaux antérieurs sont liés à la fois au néocortex (sur lequel ils se projettent) et à l'allocortex non olfactif (dont ils reçoivent leurs afférences). Ils n'ont aucune fonction olfactive.

Le groupe antérieur étant formé de trois noyaux distincts, antérodorsal (Ad), antéroventral (Av) et antéromédial (Am), il est intéressant d'analyser d'abord les relations liant chacun de ces trois noyaux au néocortex d'une part, à l'allocortex non olfactif de l'autre.

Les relations antéro-néocorticales (Voir Stoffels, 1939 ; J. Rose et Woolsey, 1948) sont analysées dans le tableau n° 87.

Les connexions néocorticales sont plus étroites pour les noyaux antéroventral et antéromédial que pour le noyau antérodorsal ⁽¹⁴⁾. Tous les auteurs qui ont fait des expériences de dégénérescence s'accordent sur le fait que le noyau antéroventral se projette sur le cortex cingulaire ; Bodian (1940) cependant, fait état chez la Sarigue de fortes connexions avec le noyau ventral oral ; ces connexions, si elles existent chez les Insectivores, ne sont certainement pas prépondérantes. Les résultats concernant le noyau antéromédial sont assez surprenants, tous les auteurs ne s'accordant pas sur la réalité de sa projection néocorticale ; Combs (1951) par exemple, admet des afférences du cortex vers le noyau antéromédial, mais pense que ce dernier envoie ses fibres au striatum. Powell et Cowan (1954) lui attribuent des connexions avec les aires préophtiques et hypothalamiques antérieures.

⁽¹³⁾ D'après Guillery (1956) et Nauta (1956), des fibres fornicales vont directement de la corne d'Ammon aux noyaux antérieurs sans faire relais dans le corps mamillaire. Mais Votaw (1960) réfute la validité de ces résultats.

⁽¹⁴⁾ Ce résultat est conforme à celui de Combs (1951), qui trouve dans le noyau antérodorsal une dégénérescence cellulaire rétrograde faible après décoloration.

Les relations des trois noyaux antérieurs avec l'allocortex non olfactif sont données dans le tableau n° 88.

Ce sont les noyaux antérodorsal, puis antéroventral et antéromédial qui offrent les relations les plus étroites. Ces résultats sont complémentaires de ceux qui ont été obtenus pour les connexions néocorticales ; le noyau antérodorsal, qui a les connexions néocorticales les plus lâches, a les connexions archicorticales les plus étroites. On peut constater en même temps que la parenté histologique des noyaux antéroventral et antéromédial se retrouve dans leurs connexions et leurs fonctions probables.

Les indices de relation par rapport à l'allocortex non olfactif sont les suivants :

<i>Ad / AlloC. Nolf.</i>				Ne : 55	Ct : 76	Se : 79	Co : 81
Fa : 86	Te : 89	Sm : 90	Tu : 90	Gm : 94	Sa : 94	Cc : 110	
Er : 129	Gg : 135	Cr : 152	Po : 164	El : 327	Rh : 394		
<i>Av / AlloC. Nolf.</i>				Se : 45	Co : 53	Te : 54	Ne : 75
Ct : 81	El : 93	Sa : 112	Cr : 115	Er : 124	Sm : 148	Ta : 150	
Cc : 159	Rh : 175	Tu : 177	Gm : 194	Po : 241	Gg : 321		
<i>Am / AlloC. Nolf.</i>				Sm : 56	Se : 63	Ne : 65	Sa : 69
Co : 83	Cr : 94	Ct : 101	Te : 115	Gm : 115	Er : 152	El : 158	
Ta : 169	Po : 247	Rh : 263	Cc : 521	Tu : 537	Gg : 571		

Ces classements sont tous différents. Les deux premiers sont d'amplitude relativement faible, notamment celui qui concerne le noyau antérodorsal, si l'on fait abstraction des *Macroscelididae* ; dans cette dernière famille, il est en effet trois à quatre fois plus gros que la taille normale. Par contre, de la place des Lémuriens ou des espèces semi-aquatiques, on peut déduire que ce noyau n'est pas lié directement à l'évolution phylogénétique. Les deux autres classements ont en commun de ranger, avec des différences toutefois, espèces primitives et évoluées aux deux extrémités. Cette tendance annonce la présence, chez l'Homme, d'un noyau antérieur (noyaux antéroventral + antéromédial) de grande taille.

Le fornix, qui représente le faisceau afférent du corps mamillaire, a pour origine principale la corne d'Ammon elle-même ; les relations fonctionnelles qui lient cette dernière à chacun des trois noyaux antérieurs donnent les résultats mentionnés dans le tableau n° 89.

Les coefficients de corrélation sont du même ordre de grandeur que ceux des relations précédentes, sauf en ce qui concerne le noyau antérodorsal, qui montre une corrélation très étroite. Le

Tableau N° 87. Relations antéro-néocorticales.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Ad / Néoc.</u> Coeff. corrél.	0,9363	0,9883	0,8472
Coeff. R = r/r^0	1,057	1,039	0,927
Constante d'équilibre	1,126	1,289	1,114
<u>Av / Néoc.</u> Coeff. corrél.	0,2311	0,9015	0,9346
Coeff. R = r/r^0	0,261	0,947	1,022
Constante d'équilibre	0,148	1,190	1,194
<u>Am / Néoc.</u> Coeff. corrél.	0,9987	0,9898	0,9459
Coeff. R = r/r^0	1,127	1,040	1,034
Constante d'équilibre	1,662	1,661	1,466

Tableau N° 88. Relations antéro-allo corticales.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Ad / AlloC. Nolf.</u>			
Coeff. corrélation	0,8043	0,9747	0,9469
Coeff. R = r/r^0	0,908	1,024	1,036
Constante d'équilibre	1,025	1,387	1,755
<u>Av / AlloC. Nolf.</u>			
Coeff. corrélation	0,3550	0,8895	0,9227
Coeff. R = r/r^0	0,401	0,935	1,009
Constante d'équilibre	0,241	1,280	1,663
<u>Am / AlloC. Nolf.</u>			
Coeff. corrélation	0,9291	0,9790	0,9239
Coeff. R = r/r^0	1,049	1,029	1,010
Constante d'équilibre	1,639	1,792	2,020

Tableau N° 89. Relations antéro-ammoniques.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Ad / CA.</u> Coeff. corrél.	0,8139	0,9690	0,9624
Coeff. R = r/r^0	0,919	1,019	1,053
Constante d'équilibre	1,008	1,364	1,722
<u>Av / CA.</u> Coeff. corrél.	0,3529	0,8758	0,9082
Coeff. R = r/r^0	0,398	0,920	0,993
Constante d'équilibre	0,232	1,247	1,580
<u>Am / CA.</u> Coeff. corrél.	0,9412	0,9757	0,9243
Coeff. R = r/r^0	1,063	1,025	1,011
Constante d'équilibre	1,614	1,766	1,952

Tableau N° 90. Relations mamillo-allo corticales.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>C. Mam. / AlloC. Nolf.</u>			
Coeff. corrélation	0,9070	0,9475	0,9500
Coeff. R = r/r^0	1,024	0,996	1,039
Constante d'équilibre	0,666	1,125	1,317
<u>CM l / AlloC. Nolf.</u>			
Coeff. corrélation	0,5976	0,8195	0,8762
Coeff. R = r/r^0	0,675	0,861	0,958
Constante d'équilibre	1,090	1,114	1,464
<u>CM m / AlloC. Nolf.</u>			
Coeff. corrélation	0,9672	0,9490	0,9437
Coeff. R = r/r^0	1,092	0,997	1,032
Constante d'équilibre	0,577	1,119	1,283

noyau antéroventral, par contre, ne semble pas avoir avec la corne d'Ammon des connexions importantes. L'amplitude des indices de relation « Noyau antérodorsal par rapport à la corne d'Ammon » :

Ct : 55	Ne : 59	Se : 72	Cc : 79	Co : 81	Ta : 84	Te : 85
Sm : 93	Sa : 94	Gm : 101	Gg : 109	Tu : 119	Er : 136	Po : 151
Cr : 156	El : 227	Rh : 300				

est inférieure à celle de la relation par rapport à l'allocortex non olfactif ; le noyau antérodorsal suit donc d'assez près les variations de volume interspécifiques de la corne d'Ammon, sauf chez les Macroscelididae, qui se singularisent par des indices deux à trois fois plus grands que la normale.

Les relations néocortico-antérieures sont étroites surtout pour les noyaux antéroventral et antéromédial. Dans les relations avec la corne d'Ammon, au contraire, c'est le noyau antérodorsal qui montre les corrélations les plus fortes, et les indices de relation d'amplitude minimum. Chez les Macroscelididae toutefois, caractérisés par la taille excessive du noyau antérodorsal, ce noyau reste, à surface archicorticale égale, environ trois fois plus volumineux que chez les Insectivores typiques.

2) LES CONNEXIONS HIPPOCAMPO-MAMILLAIRES

Recherchons tout d'abord les relations qui lient l'allocortex non olfactif au corps mamillaire dans son ensemble, et à ses deux noyaux constitutifs (tableau n° 90).

Les corrélations entre archicortex et corps mamillaire sont bonnes sans être très étroites ; des deux noyaux constituants, seul le noyau médial montre une corrélation indubitable ; le noyau latéral, dont les variations de volume sont grandes chez les Insectivores, ne suit pas les variations archicorticales. Bien que la confusion entre le noyau mamillaire latéral et le noyau paramamillaire rende parfois les interprétations difficiles, il semble que les conclusions de Tsai (1925), Chu (1932 b), Papez et Aronson (1934) et Bodian (1940) concordent pour attribuer au noyau mamillaire latéral non seulement la réception d'un contingent de fibres fornicales, mais aussi les fibres du pédoncule mamillaire (d'origine mésencéphalique). D'après l'étude récente de Bürgi et Bücher (1960), le pédoncule mamillaire, surtout ascendant, se termine dans les deux

noyaux mamillaires, mais, comme le montre leur Fig. 1 c, le noyau mamillaire latéral reçoit la grande majorité de ces fibres. Ces afférences non corticales expliquent le faible coefficient de corrélation observé pour ce noyau. L'analyse des indices de relation n'a donc de sens que pour le noyau mamillaire médial :

Te : 57	Er : 63	El : 73	Ne : 78	Co : 80	Rh : 81	Sa : 86
Tu : 101	Ta : 107	Cr : 120	Ct : 134	Po : 135	Se : 140	Sm : 144
Gm : 145	Gg : 170	Cc : 175				

L'amplitude des indices est faible, et l'on ne peut guère mettre en évidence, dans le classement des espèces, d'ordre taxonomique ou biologique ; le noyau mamillaire médial suit donc d'assez près les variations de l'allocortex non olfactif.

On peut donc mettre en évidence une assez étroite corrélation entre l'archicortex et le noyau mamillaire médial ; le noyau mamillaire latéral qui reçoit, outre les fibres fornicales, le pédoncule mamillaire, manifeste au contraire des variations quantitatives indépendantes des variations corticales.

3) LES CONNEXIONS MAMILLO-ANTÉRIEURES ⁽¹⁵⁾

Les connexions mamillo-antérieures empruntent le faisceau mamillothalamique de Vicq d'Azyr qu'on peut considérer, d'un point de vue phylogénétique, comme une différenciation du système des fibres périventriculaires. L'étude récente de Guillery (1957) a conduit cet auteur aux conclusions suivantes (qui concordent avec celles de Cowan et Powell, 1954) :

- le noyau paramamillaire (appelé mamillaire latéral) ne participe pas à la constitution du faisceau de Vicq d'Azyr ;
- le noyau mamillaire médial, *pars lateralis* (donc, le noyau mamillaire latéral), se rend surtout vers le noyau antérodorsal ;
- le noyau mamillaire médial, *pars medialis*, se rend surtout vers le noyau antéromédial ;
- le noyau mamillaire médial, *pars posterior*, se rend surtout vers le noyau antéroventral ;

Etudions successivement les relations « Noyaux antérieurs par

⁽¹⁵⁾ D'après Le Gros Clark et Boggon (1933), le faisceau de Vicq d'Azyr, surtout mamillo-thalamique, contiendrait également un contingent de fibres antéromamillaires. Ce contingent étant numériquement faible, il n'en a pas été tenu compte dans les analyses fonctionnelles qui suivent.

rapport au corps mamillaire », puis les relations liant chacun des trois noyaux antérieurs aux noyaux mamillaires médial et latéral. Pour toutes ces relations, la constante d'équilibre moyenne est de 1,10, valeur qui servira au calcul des indices de relation. De plus, la moyenne des coefficients de corrélation par rapport au corps mamillaire ou à ses constituants est la suivante :

Soricidae terrestres	$r^0 = 0,6392$
Insectivores terrestres	$r^0 = 0,8682$
Ensemble des Insectivores	$r^0 = 0,9084$

L'analyse de la relation « Noyaux antérieurs par rapport au corps mamillaire » donne les résultats mentionnés dans le tableau n° 91.

On compare des volumes entre eux ; les constantes d'équilibre, supérieures à 1, manifestent donc une allométrie positive légère. Phylogénétiquement, les noyaux antérieurs croissent donc plus « vite » que le corps mamillaire. Les indices de relation montrent que la connexion mamillo-thalamique se modifie peu en fonction du degré d'évolution des espèces ; deux faits particuliers l'illustrent assez bien : la présence de *Setifer* et *Erinaceus* aux deux extrémités du classement ; l'emplacement des Lémuriens. La corrélation mamillo-thalamique n'est donc pas très étroite chez les Insectivores, mais elle est constante chez toutes les espèces, même quand le faisceau de Vicq d'Azyr est difficilement identifiable (comme c'est le cas chez les Tenrecinae et les Erinaceidae).

L'analyse fonctionnelle du noyau antérodorsal donne les résultats mentionnés dans le tableau n° 92.

Le noyau antérodorsal est plus étroitement lié au noyau mamillaire médial qu'au noyau latéral ⁽¹⁶⁾, ce qui contredit le résultat de Guillery (1957). L'amplitude des indices de relation « Noyau antérodorsal par rapport au noyau mamillaire médial » :

Se : 47	Ct : 50	Gm : 51	Cc : 54	Gg : 61	Sm : 62	Ne' : 65
Ta : 67	Tu : 69	Po : 90	Co : 97	Sa : 105	Cr : 124	Te : 137
Er : 162	Rh : 354	El : 371				

montre une relation très étroite si l'on tient à l'écart les Macroscelididae, chez lesquels le noyau antérodorsal manifeste toujours,

⁽¹⁶⁾ Ce résultat découle tout naturellement du fait que le noyau antérodorsal est intimement lié à la corne d'Ammon ; le noyau mamillaire médial étant lui-même étroitement uni à l'archicortex, la parenté fonctionnelle de ces deux noyaux leur impose une corrélation étroite.

pour des raisons inconnues, une taille trois à quatre fois supérieure à la normale. La revue des principaux travaux sur la distribution des fibres mamillothalamiques montre que Guillery va à l'encontre de la plupart de ses devanciers ; d'après Le Gros Clark (1929 b), Chu (1932 b), Suzuki (1936), Bodian (1940) et Combs (1951), le faisceau de Vicq d'Azyr envoie peu ou pas de fibres au noyau antéro-dorsal. Solnitzky (1938) affirme que ce faisceau n'envoie pas de fibres au noyau antérodorsal, sauf chez les Rongeurs, chez lesquels ce noyau est de grande taille.

Il semble donc que le noyau antérodorsal reçoive chez les Insectivores une partie des fibres mamillothalamiques, provenant du noyau mamillaire médial. La comparaison du coefficient de corrélation « Noyau antérodorsal par rapport à la corne d'Ammon », bien plus élevé que celui de la relation « Noyau antérodorsal par rapport au noyau mamillaire médial » permet d'envisager une solution compatible avec la distribution anatomique des fibres, déjà proposée par Guillery (1956) et Nauta (1956) : la connexion directe hippocampo-antérodorsale, par l'intermédiaire du fornix et de la strie médullaire, sans passage par le corps mamillaire.

L'analyse des corrélations du noyau antéroventral donne les résultats mentionnés dans le tableau n° 93.

Le noyau antéroventral est lié au noyau mamillaire médial ; les indices de relation correspondants sont :

Se : 28	Ct : 55	Co : 65	Cc : 81	Te : 87	Ne : 94	Cr : 98
Sm : 106	Gm : 110	El : 111	Ta : 121	Sa : 132	Po : 138	Tu : 142
Gg : 147	Er : 162	Rh : 164				

Les coefficients de corrélation du noyau antéroventral avec le noyau mamillaire médial et la corne d'Ammon sont les mêmes : il n'est donc pas nécessaire d'évoquer de connexion directe hippocampo-antéroventrale. Cette égalité semblerait indiquer en outre que le corps mamillaire ne joue, dans les rapports hippocampo-antérieurs, qu'un simple rôle de relais, sans rien adjoindre aux influx conduits par le fornix. L'amplitude des indices de relation est assez faible, et les espèces sont distribuées de façon anarchique ; ou bien ce n'est pas de ses connexions mamillothalamiques que le noyau antéroventral acquiert son grand développement chez l'Homme, ou bien le processus évolutif qui mène au noyau antérieur des Primates supérieurs n'est pas encore visible chez *Galago*.

Tableau N° 91. Relations antéro-mamillaires.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Ant. / C. Mam.</u>			
Coeff. corrélation	0,7108	0,9167	0,9643
Coeff. $R = r/r^0$	1,112	1,056	1,061
Constante d'équilibre	0,778	1,154	1,319

Indices de relation:

Se: 38	Ct: 63	Co: 73	Ne: 82	Sm: 83	Gm: 90	Cr: 93
Ta: 94	Te: 118	Sa: 120	Cc: 135	Po: 138	Tu: 146	Gg: 153
El: 158	Er: 181	Rh: 217				

Tableau N° 92. Relations antérodorso-mamillaires.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Ad / CM l.</u> Coeff. corrél.	0,6786	0,7946	0,8400
Coeff. $R = r/r^0$	1,061	0,915	0,924
Constante d'équilibre	0,474	0,831	0,932
<u>Ad / CM m.</u> Coeff. corrél.	0,7666	0,9158	0,8889
Coeff. $R = r/r^0$	1,199	1,055	0,978
Constante d'équilibre	1,636	1,105	1,211

Tableau N° 93. Relations antéroventro-mamillaires.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Av / CM l.</u> Coeff. corrél.	0,4647	0,7828	0,8759
Coeff. $R = r/r^0$	0,727	0,902	0,963
Constante d'équilibre	-0,173	0,828	0,945
<u>Av / CM m.</u> Coeff. corrél.	0,1639	0,8636	0,9481
Coeff. $R = r/r^0$	0,256	0,995	1,043
Constante d'équilibre	0,187	1,054	1,257

Tableau N° 94. Relations antéromédio-mamillaires.

	Soricidae terrestres	Insectivores terrestres	Ensemble des Insectivores
<u>Am / CM l.</u> Coeff. corrél.	0,7625	0,8861	0,9051
Coeff. $R = r/r^0$	1,193	1,021	0,996
Constante d'équilibre	0,738	1,192	1,185
<u>Am / CM m.</u> Coeff. corrél.	0,9274	0,9184	0,9370
Coeff. $R = r/r^0$	1,450	1,058	1,031
Constante d'équilibre	2,740	1,425	1,507

Tableau N° 95. Evolution quantitative Insectivores-Lémuriens.

Structure	Indices de relation par rapport au Ps			
	<u>Erinaceus</u>	<u>Elephantulus</u>	<u>Tupaia</u>	<u>Galago</u>
N. habénulaire médial	104	140	236	200
N. antéroventral	121	246	356	607
N. médians et intral.	114	149	205	311
N. réticulé	144	239	417	361

L'analyse des corrélations du noyau antéromédial donne les résultats mentionnés dans le tableau n° 94.

Le noyau antéromédial est lié au noyau mamillaire médial ; les indices de relation correspondants sont :

Se : 36	Sm : 37	Tu : 40	Gm : 61	Ct : 64	Cr : 74	Ne : 75
Sa : 75	Co : 96	Ta : 126	Po : 132	Te : 171	El : 173	Er : 184
Rh : 229	Cc : 247	Gg : 250				

La relation « Noyau antéromédial par rapport à la corne d'Ammon » est comparativement plus étroite, mais il est difficile de faire appel à une connexion directe hippocampo-antéromédiale, car le noyau n'a pas de relations de voisinage avec la strie médullaire. Les indices de relation manifestent une amplitude relativement faible, et les espèces s'ordonnent de façon très anarchique.

Les connexions mamillo-antérieures appellent les remarques suivantes :

- elles sont assez lâches (coefficients de corrélation peu élevés) ;
- pour chacun des trois noyaux antérieurs, elles sont meilleures avec le noyau mamillaire médial qu'avec le noyau mamillaire latéral ;
- aucune des relations ne montre de rapport avec un quelconque aspect évolutif ou biologique des Insectivores.

4) CONCLUSIONS

Les nombreux travaux consacrés au « système limbique » permettent de se faire une idée des fonctions de cette portion du cerveau (archicortex, corps mamillaire, noyaux antérieurs, cortex cingulaire et autres formations accessoires). Ces fonctions, de type associatif, peuvent être rapprochées des fonctions de certaines aires néocorticales, mais elles restent au niveau des corrélations viscérales (émotives). Le système limbique se prête donc moins que d'autres à l'analyse fonctionnelle. S'il est possible, en effet, de chercher les corrélations de fonctions simples, c'est-à-dire de suivre, de relais en relais, des influx déterminés, il est bien plus difficile d'analyser le cheminement d'influx d'origine diverse, réagissant les uns sur les autres et utilisant des voies multiples (y compris les circuits rétroactifs). C'est pourquoi sans doute les relations qui unissent corne d'Ammon et corps mamillaire, corps mamillaire et noyaux antérieurs, donnent une certaine impression de « loin-

tain ». Cette impression ressort également de la lecture des résultats des physiologistes, et semble constituer une des caractéristiques de ces fonctions. Ces centres nerveux, impliqués dans le « circuit de l'émotion » de Papez (1937) :

Hippocampe - corps mamillaire - thalamus antérieur - cortex cingulaire - hippocampe

appelé aujourd'hui système limbique, montrent entre eux des corrélations non étroites mais réelles, qui intéressent plus spécialement la corne d'Ammon, le noyau mamillaire médial et le noyau antérodorsal.

Les formations thalamiques liées à l'allocortex ont fourni un exemple d'étude de corrélations fonctionnelles complexe ; les corrélations semblent d'autant plus étroites que la fonction analysée est plus simple, mais même pour les structures limbiques, centres hautement différenciés des coordinations viscéromotrices, cette méthode fournit encore des résultats exploitables.

Cette possibilité d'analyse fonctionnelle à partir d'un matériel purement anatomique mérite d'être mise en valeur. On pourrait appliquer la même méthode à d'autres structures cérébrales, et à d'autres groupes de Vertébrés, en particulier aux groupes au sein desquels il est difficile de trouver une espèce propre à l'expérimentation. Cette méthode a ses limites ; elle ne peut remplacer les analyses par dégénérescence. Mais elle permet d'étudier les relations globales, et surtout de donner du groupe étudié des renseignements d'ordre biologique ou évolutif qui sans elle seraient passés inaperçus.

CONCLUSIONS

A) LES GRANDES LIGNES DE L'ORGANISATION DU DIENCEPHALE DES INSECTIVORES

Le diencephale se subdivise dorso-ventralement en deux régions : le thalamus au sens large (épithalamus + thalamus) et l'hypothalamus au sens large (subthalamus + hypothalamus). Médialement, la limite entre ces deux régions est constituée par la lame médullaire externe ; latéralement, il est préférable d'adjoindre au thalamus le noyau réticulé et le noyau géniculé latéral ventral, qui s'y intègrent fonctionnellement.

1) THALAMUS SENSU LATO

Le thalamus peut être subdivisé en épithalamus, groupes antérieur, médial antérieur, médial postérieur (ou parafasciculaire), médian et intralamellaire, dorsal, ventral, noyaux géniculés, groupe postérieur et noyau réticulé.

L'*épithalamus* comprend les deux noyaux habénulaires médial et latéral, l'un et l'autre multi- et parvocellulaires. La subdivision de l'un ou l'autre noyau semble n'avoir aucune signification fonctionnelle. Truncothalamiques, ces noyaux reçoivent leurs afférences par la strie médullaire ; leurs connexions les plus étroites sont réalisées avec le cortex périamygdalaire.

Le *groupe antérieur* comprend trois noyaux, antérodorsal, antéroventral et antéromédial, dont aucun ne marque de tendance à se réduire dans la lignée Insectivores-Primates. Chez les Primates toutefois, le noyau antéroventral s'accroît de façon considérable, et les caractères qui permettent de le distinguer du noyau antéromédial s'atténuent. La seule évolution à l'intérieur du groupe des Insectivores concerne la grande taille du noyau antérodorsal chez les *Macroscelididae* ; *Tupaia*, à cet égard, se rapproche plutôt de *Galago*. En taille et densité cellulaires, les noyaux antérieurs sont de type pauci- et magnocellulaire atténué. Le noyau antérodorsal

a généralement des cellules plus grandes que celles du noyau antéroventral (*Talpa* excepté). Noyaux antéroventral et antéromédial ont surtout des connexions néocorticales ; le noyau antérodorsal a des connexions étroites avec la corne d'Ammon ; ces dernières se font soit après relais dans le noyau mamillaire médial, soit par voie directe.

Le *groupe médial antérieur* justifie son isolement du groupe médial postérieur par ses caractères nettement pauci- et magnocellulaires. Il comprend le noyau parataenial, lié par la strie médullaire à l'aire prépiriforme, et le noyau médial, dont les afférences sont probablement à prédominance hypothalamique. Bien que ce dernier noyau ait des fonctions olfacto-viscérales chez les Insectivores, il semble qu'il acquière chez les Primates des fonctions nouvelles qui lui font prendre un grand développement.

Le *groupe médial postérieur* est construit autour du faisceau rétroflexe de Meynert, à l'endroit où ce faisceau vient au contact de la lame médullaire interne. Les trois noyaux de ce groupe, parafasciculaire, subparafasciculaire et centre médian, sont truncotalamiques et de type multi- et parvocellulaire. Leur parenté semble évidente, bien qu'on ait discuté longtemps sur l'origine du centre médian à partir du noyau parafasciculaire ou du noyau interstitiel de la lame médullaire interne (noyau paracentral). D'après les documents fournis par les Insectivores, qui concordent avec ce qu'on a pu également constater chez d'autres Mammifères primitifs, Rongeurs notamment, le centre médian n'est qu'une portion spécialisée du noyau parafasciculaire. Il acquiert un rôle important chez les Primates. Le noyau subparafasciculaire est une formation phylogénétiquement ancienne, qui semble montrer, même à l'intérieur des Insectivores, une régression nette.

Le *groupe médian et intralamellaire* est tout entier multi- et parvocellulaire ; il n'a pas de projections néocorticales. Ne sachant rien de très précis sur ses fonctions, il est difficile de justifier son degré de subdivision. Chez toutes les espèces d'Insectivores, on peut aisément reconnaître les noyaux suivants : paraventriculaire, intermédial, central médian (associé aux noyaux intralamellaires paracentral et central latéral), submédial, réunien et interventral. Les noyaux intermédial et centraux ont surtout, ainsi que le noyau submédial, des connexions striées ; les

noyaux paraventriculaire et réunien (et le noyau submédial accessoirement) ont des connexions préoptiques (donc indirectement olfactives). Dans la lignée Insectivores-Lémuriens, les premiers montrent une légère progression, les seconds une légère régression. Enfin, l'homologie du noyau submédial avec le N. rotundus des Sauropsidés semble plausible.

Le *groupe dorsal*, néothalamique, comprend une formation non constante chez les Insectivores, le noyau dorsal superficiel, et trois noyaux dorsaux oral, intermédiaire et caudal ; ce dernier seul acquiert chez les Primates des caractères tels qu'il reçoit une dénomination spéciale, celle de « pulvinar ». Le pulvinar, qu'il soit caractéristique des Primates ou non, est l'homologue du noyau dorsal caudal des Insectivores ; son grand développement entraîne des différenciations histologiques dont il est difficile d'établir l'homologie d'une espèce à l'autre. Le caractère essentiel des noyaux dorsaux est de ne pas recevoir d'afférences bulbaires ou spinales, et de jouer un rôle de coordination entre des influx déjà relayés par le thalamus (influx visuels, auditifs et probablement somesthésiques). A cet égard, seule l'expérimentation, effectuée chez un animal peu spécialisé comme le Hérisson pourrait nous renseigner sur le bien fondé de la limite ventrale du noyau dorsal intermédiaire ; certains auteurs décrivent en effet la portion la plus ventrale du noyau dorsal intermédiaire comme appartenant au complexe ventral ; l'étude des coupes colorées au Woelcke ne permet pas de trancher le débat. Noyaux dorsaux et ventraux appartiennent au même complexe latéral, et il existe à leur frontière commune des zones de transition ou « Übergangzone » chères aux auteurs germaniques. Hassler, dans sa description du thalamus humain (1959), subdivise le complexe latéral en trois groupes de noyaux : dorsaux, centraux et ventraux. L'homologie est possible entre la portion profonde du noyau dorsal intermédiaire et les « Zentralkerne » de Hassler. Magno- et paucicellulaires, les noyaux dorsaux sont certainement parmi les noyaux thalamiques les plus « jeunes » phylogénétiquement. Aussi n'est-il pas étonnant que leur volume total traduise si étroitement le niveau général d'évolution de l'encéphale entier.

Le *groupe ventral*, néothalamique, se subdivise orocaudalement en trois noyaux, à limites obliques. Ils reçoivent des afférences postérieures (ce qui les oppose aux noyaux dorsaux), mais

il semble que les faisceaux de fibres spinales, bulbaires ou cérébelleuses ne parviennent pas jusqu'à la région tout à fait antérieure du groupe, qui reçoit par contre des fibres striées. Postérieurement, se trouve chez les Insectivores une différenciation très nette, médiale, que j'ai appelée à la suite de Papez (1932) noyau ventral médial. L'homologation de ce noyau est difficile ; il est évident qu'il reçoit les afférences gustatives, mais ne reçoit-il pas en outre des afférences trigéminales ? Ce noyau est-il, en totalité ou en partie, l'homologue du VPM des auteurs anglo-saxons ? C'est un problème que seule l'expérimentation chez un Insectivore pourra résoudre. Le reste de la région postérieure forme le noyau ventral caudal, qui reçoit le lemniscus médial (peut-être également le lemniscus trigéminale, suivant qu'il se termine ou non dans le noyau ventral médial). Quant à l'existence de fibres spinothalamiques, elle est hypothétique chez les Insectivores.

Vers l'avant, le noyau ventral intermédiaire reçoit un contingent de fibres cérébelleuses. Pour une raison inconnue, il est toujours associé médialement, chez les Insectivores, au noyau sub-médial. Le noyau ventral oral enfin est traversé par le faisceau mamillothalamique de Vicq d'Azyr dans son trajet vers les noyaux antérieurs. Les noyaux ventraux intermédiaire et médial sont d'histologie homogène. On peut subdiviser le noyau ventral oral en trois portions médiolatérales, et le noyau ventral caudal en deux. Les portions médiales sont unies à leurs symétriques par des *pars reuniens*. Les noyaux ventraux ont les cellules les plus grandes et les moins denses du thalamus et même du diencéphale tout entier.

D'un point de vue évolutif, il ne semble pas que les noyaux ventraux, qu'ils soient considérés individuellement ou globalement, puissent traduire le degré d'évolution des espèces. Leur développement semble plutôt traduire des adaptations biologiques particulières. La grande taille du noyau ventral caudal chez *Potamogale* et lui seul, comparée à la taille également inhabituelle des nerfs trijumeaux de cette espèce, laisse penser que la partie médiale du noyau ventral caudal reçoit les fibres trigéminales ; dès lors, le noyau ventral médial peut être considéré comme purement gustatif ; ce dernier noyau montre d'ailleurs des signes de régression « relative » chez les Talpidae et les Lémuriens.

Les *noyaux géniculés*, néothalamiques, ne sont pas, malgré leur terminologie, des centres homologues. Le noyau géniculé latéral est le centre optique primaire ; sa différenciation au sein du thalamus remonte aux premiers Vertébrés. Composé embryologiquement de deux masses empruntées l'une au thalamus dorsal, l'autre au thalamus ventral, il garde chez l'adulte cette différenciation histologique. Chez les Lémuriens, ces deux noyaux ne sont plus dorsal et ventral, mais postérieur et antérieur, et l'homologation du noyau géniculé latéral ventral au noyau prégeniculé des Primates est évidente.

La taille du ganglion géniculé latéral permet de distinguer deux types d'*Insectivores* :

— le type microptique, dont le terme ultime conduit aux espèces aveugles, *Talpa* surtout, les *Chrysochloridae* à un moindre degré ;

— le type macroptique, qui caractérise les *Macroscelididae*.

Il existe de grandes différences entre les *Macroscelididae* et les Lémuriens ; les premiers ont de gros tractus optiques et un chiasma de très grande taille. Leur ganglion géniculé latéral est quatre à huit fois supérieur à la taille normale chez les espèces microptiques, mais le centre optique le plus développé est le tubercule quadrijumeau antérieur. Chez les Lémuriens, le toit optique est de taille normale ; par contre, le ganglion géniculé latéral montre une différenciation d'un intérêt considérable : sa lamination. Il n'est pas possible de prouver que cette dernière entraîne ipso facto une meilleure analyse du champ visuel, mais il serait étonnant qu'elle ne soit pas liée à la projection point par point du champ visuel sur le ganglion, et de là sur l'aire striée. Un avantage de la lamination est de permettre la présence d'un plus grand nombre de récepteurs primaires. A volume égal, le ganglion géniculé latéral de *Tupaia* renferme 2,5 fois plus de neurones que celui de *Rhynchocyon*. La présence d'une lamination chez *Tupaia* n'est cependant pas une preuve péremptoire que cette espèce forme la transition entre *Insectivores* et Primates ; la lamination, en effet, est présente dans plusieurs groupes de Mammifères non liés aux Primates ; elle montre en tout cas qu'on ne peut situer *Tupaia* au voisinage immédiat des *Macroscelididae*, et que l'ordre des Ménotyphles n'est pas un groupe naturel.

Le ganglion géniculé médial est moins l'homologue du ganglion latéral que celui du noyau ventral caudal. Il reçoit en effet,

comme ce dernier, des fibres lemniscales, groupées dans le lemniscus latéral, vecteur des impulsions auditives. Le ganglion médial n'est pas un centre auditif primaire, mais d'ordre trois ou quatre. Ses rapports topographiques antérieurs montrent qu'il s'agit d'une simple différenciation du groupe ventral, très bien individualisée caudalement, plus ou moins confondue avec le noyau ventral caudal vers son pôle oral. Gurdjian (1927), Le Gros Clark (1932 a), Papez (1932), Horner (1933), Simma (1957) parmi d'autres ont insisté sur cette parenté de structure entre ces deux noyaux.

Centre diencéphalique auditif, le ganglion géniculé médial subit, chez les espèces semi-aquatiques, une hypertrophie importante. Ce dernier point, signalé également chez les Cétacés ou les Pinnipèdes, est la conséquence directe de la meilleure conduction sonore du milieu aquatique. Plus l'adaptation à la vie aquatique est poussée, plus forte est l'hypertrophie.

Le groupe *postérieur*, sans projections corticales, pose des problèmes d'homologation très ardu. La solution proposée, purement hypothétique, est celle qui s'accorde le mieux avec le matériel étudié. Le pectum des Insectivores comprend une aire superficielle dorsomédiale située en avant du toit optique et au-dessus de la commissure postérieure, l'aire prétectale. Elle différencie en profondeur un noyau à cellules légèrement plus grandes, ou noyau postérieur, qui comporte un processus caudolatéral accompagnant le ganglion géniculé médial sur sa face interne. Comme son nom l'indique, le noyau postérieur forme l'ultime zone thalamique caudale : tout ce qui lui est caudal, ventral ou médial appartient au mésencéphale. On assiste, des Insectivores aux Primates, à une différenciation du noyau postérieur ; sa partie orale deviendrait le noyau limitant, présent chez *Galago*, sa partie caudolatérale le noyau supragéniculé, qu'on peut identifier chez certains Insectivores, et qui est moins nettement magnocellulaire que le noyau limitant.

Le *noyau réticulé thalamique*, formation mammalienne typique, donc phylogénétiquement récente, montre pourtant une évolution très faible dans la lignée Insectivores-Primates. La diminution d'épaisseur, caractéristique des Primates, ne correspond pas à une diminution de volume ni du nombre de cellules consti-

tuantes. Toutefois, il n'y a pas parallélisme entre le développement du néocortex (sur lequel se projette le noyau réticulé) et celui de ce noyau.

2) HYPOTHALAMUS SENSU LATO

Le subthalamus, ou hypothalamus dorsal de Kuhlenbeck (1948), doit être incorporé à l'hypothalamus proprement dit, puisque les fonctions de ces deux zones sont essentiellement motrices. Le subthalamus comprend des centres interposés sur la voie motrice extrapyramidale, notamment le noyau subthalamique ou corps de Luys, dont le volume nucléaire, la différenciation histologique, l'encapsulation et la taille cellulaire croissent nettement avec l'évolution phylogénétique. La zone incertaine, qui appartient embryologiquement au thalamus ventral, apparaît par tous ses caractères comme un territoire non-dynamique du diencephale des Insectivores.

Les limites de l'hypothalamus sensu stricto sont différentes suivant les auteurs. Certains en détachent la région préoptique, qu'ils considèrent comme télencéphalique. D'autres en détachent le corps mamillaire qui n'a pas, comme le reste de l'hypothalamus, de fonctions viscérales évidentes. D'autres enfin rattachent à l'hypothalamus le pallidum, décrit originellement comme une portion du striatum, mais dont a montré, depuis, l'origine embryologique diencephalique. Les limites naturelles de l'hypothalamus sont :

- dorsalement, la lame médullaire externe et la zone incertaine ;
- oralement, la bande diagonale de Broca ;
- caudalement, le faisceau rétrofleuve de Meynert et le ganglion interpédonculaire ;
- latéralement, la capsule interne et le faisceau télencéphalique médial.

La subdivision de l'hypothalamus peut se faire de deux façons très différentes :

- 1) Par zones médiolatérales. On distingue une zone périventriculaire, une zone médiale et une zone latérale, ces deux dernières séparées assez exactement par le fornix et son noyau périfasciculaire, s'étendant chacune de la région de la commissure rostrale

à la région mamillaire. Cette subdivision ne respecte qu'une grande unité structurale, celle de l'aire latérale, ou noyau interstitiel du faisceau télencéphalique médial ⁽¹⁾.

2) Par zones orocaudales. On distingue une région préoptique, une région hypothalamique antérieure, une région infundibulaire et une région mamillaire. Chaque région peut être ensuite subdivisée en aires dorsomédiale, périventriculaire, médiale et latérale.

La *région préoptique*, dont les connexions olfactives sont évidentes, comprend, situé en avant du récessus préoptique, un noyau médian, qui vient entourer oralement la commissure rostrale, puis une formation qu'on ne retrouve pas dans toutes les espèces, le noyau interstitiel de la commissure rostrale, enfin les trois subdivisions classiques :

— zone périventriculaire, dans laquelle se différencie le noyau magnocellulaire neurosécrétoire paraventriculaire, ce qui montre la parenté de ce noyau avec le noyau préoptique neurosécrétoire des Téléostéens ;

— zones médiale et latérale (cette dernière contenant le faisceau télencéphalique médial).

Les quelques condensations cellulaires qu'on trouve, notamment au sein de l'aire préoptique médiale, ne sont pas constantes chez les Insectivores.

La *région hypothalamique antérieure* est comprise entre le chiasma optique en avant et le pôle antérieur de l'infundibulum en arrière ; sa limite antérieure est artificielle ; la limite postérieure au contraire coïncide avec le début d'une formation structurale importante : le tubercule cendré. La région hypothalamique antérieure est entamée par le passage d'un faisceau, la strie terminale, entourée de son noyau interstitiel. L'aire dorsale, située sous le noyau réunien et au-dessus du noyau paraventriculaire, peut manquer (Macroselididae). Le reste de la région se subdivise comme précédemment en zone périventriculaire (occupée presque intégralement par le noyau paraventriculaire), zone médiale et zone latérale, dans le prolongement des aires préoptiques correspondantes. L'aire médiale contient deux groupes de formations :

(1) C'est le « medial forebrain bundle » des auteurs anglo-saxons, ainsi appelé par opposition au faisceau télencéphalique latéral, ou pédoncule cérébral. Le faisceau télencéphalique médial est également appelé faisceau olfactif basal.

1) Des condensations cellulaires de type banal (Grundgrau des auteurs allemands). La plupart sont très variables, soit d'une espèce à l'autre, soit dans la même espèce. Il existe ainsi, chez *Sorex araneus*, une telle formation (noyau « X »), constante chez tous les individus, mais qu'on ne retrouve ni chez *S. minutus* ni chez *Neomys*. Une de ces condensations, située à la limite des zones périventriculaire et médiale, existe chez toutes les espèces ; c'est le noyau suprachiasmatique que Feremutsch (1948) signale chez l'Orang-Outang sans le nommer ni y attacher d'importance. Chez les espèces aveugles, ce noyau permet de situer le chiasma optique avec exactitude. Il n'a pourtant aucune connexion connue avec les fibres optiques. Il ne doit pas être confondu avec le noyau interstitiel des commissures supraoptiques, plus caudal ; ce dernier, généralement appelé noyau supraoptique diffus, bien qu'il n'ait aucun rapport avec le noyau supraoptique neurosécrétoire, ne forme pas de noyau individualisé chez les Insectivores.

2) Des noyaux magnocellulaires de type neurosécrétoire (Gomori-positifs), liés fonctionnellement à la région infundibulaire, mais situés très en avant, dans la région hypothalamique antérieure et même, chez de nombreuses espèces, dans la région préoptique. Ces noyaux sont liés à la neurohypophyse, et leurs variations volumétriques (celles du noyau supraoptique en particulier) sont parallèles à celles de cette dernière. Quelques espèces, surtout *Tenrec*, possèdent des foyers supplémentaires, qu'il faut considérer comme des noyaux paraventriculaires accessoires ; le noyau supraoptique est en effet une formation plus récente phylogénétiquement, et ces foyers doivent être tenus pour les traces des migrations cellulaires issues du noyau paraventriculaire.

La région infundibulaire comprend, outre les aires dorsale et latérale, des différenciations nucléaires de la zone médiale, qu'on peut tenir pour constantes. Si l'on adopte les points de vue défendus par Grünthal (1929, 1930 et 1931) et par Feremutsch (1948, 1953 et 1957), ces formations n'existent que chez les Mammifères primitifs et se « dédifférencient » chez les Primates et chez l'Homme. Il n'y a pourtant aucune difficulté à identifier ces noyaux chez *Galago*. Ils sont au nombre de quatre :

— Le noyau infundibulaire, de position périventriculaire, débute oralement par une formation médiane, que vient partager le récessus infundibulaire.

-- Le noyau ventromédial, latéral, très développé chez l'embryon, montre des signes de différenciation (capsule périphérique, cellules de taille légèrement supérieure à la moyenne).

— Le noyau dorsomédial est périventriculaire ventralement, latéral dorsalement.

— Enfin, le noyau périventriculaire postérieur, situé sous le corps mamillaire, n'est, par ses caractères histologiques, que le prolongement caudoventral du noyau dorsomédial. En dépit de leur contiguïté, on peut toujours délimiter aisément le noyau périventriculaire postérieur du noyau infundibulaire qui lui est antérieur.

La *région mamillaire* n'a pas, chez les Insectivores, de caractères qui l'opposent fondamentalement au reste de l'hypothalamus. C'est une zone plus riche en fibres myéliniques, mais la capsule périramillaire n'est pas nettement organisée chez toutes les espèces, et elle manque chez les plus primitives. On peut donner une vue simple de cette région en y distinguant :

— La zone dorsale, située au-dessus du corps mamillaire, fait passage à la substance grise centrale mésencéphalique. C'est l'aire dorsocaudale ; bien plus riche en cellules que le reste des aires hypothalamiques, elle acquiert chez les Lémuriens les caractères d'un noyau postérieur.

— La zone latérale représente le pôle caudal de l'aire latérale, mais passe très vite au mésencéphale. La Substantia nigra, en particulier, forme presque toujours la limite latérale du corps mamillaire.

-- Le corps mamillaire proprement dit, plus ou moins nettement encapsulé de fibres, est pénétré par le fornix et le pédoncule mamillaire, et donne naissance au tractus de Vicq d'Azyr ; on peut pousser la subdivision architectonique du corps mamillaire assez loin chez quelques espèces. Dans l'ensemble des Insectivores, on distingue une portion médiale et médiane (noyau mamillaire médial) d'une portion latérale plus antérieure, au niveau de pénétration du fornix (noyau mamillaire latéral). La taille des cellules de ce dernier noyau est du même ordre de grandeur que celle du noyau médial. Le corps mamillaire tout entier, lié fonctionnellement à l'archicortex, est la structure la plus nettement évolutive de l'hypothalamus.

— Enfin, au voisinage immédiat du corps mamillaire, des condensations cellulaires :

- a) Cellules de type banal ; c'est le noyau prémamillaire, condensation parfois très nette (*Talpa*), parfois très confuse.
- b) Cellules de type magnocellulaire, mais différentes du type neurosécrétoire. Ces cellules, disséminées dans toute la zone tuberienne de l'hypothalamus (noyau tubéromamillaire des Primates) se condensent au voisinage du corps mamillaire pour constituer le noyau paramamillaire.
- c) Cellules de type intermédiaire entre les deux précédents, de cytologie et de colorabilité voisines de celles du noyau tubéromamillaire, mais de taille bien plus petite ; c'est le noyau supramamillaire (différenciation de l'aire dorsocaudale).

On ne peut comparer le noyau tubéromamillaire décrit par Feremutsch chez les Anthropomorphes (1948), et les quelques cellules éparses des Insectivores. Ces cellules semblent l'homologue du N. pedamenti lateralis posterior de Feremutsch, dénomination impropre, car elle rappelle le N. pedamenti lateralis anterior, qui est une portion du noyau supraoptique.

On ne peut clore une étude comparée de l'hypothalamus sans faire allusion aux travaux de Grünthal et à la théorie de cet auteur (reprise par une nombreuse école, y compris Laruelle, 1934), suivant laquelle on observe une simplification toujours plus poussée des structures hypothalamiques quand on suit la lignée évolutive qui conduit à l'Homme. Grünthal entend par simplification une diminution de l'indice hypothalamique (longueur de l'hypothalamus / longueur du cerveau) en même temps qu'une diminution du nombre de noyaux présents dans l'hypothalamus. Le premier caractère n'a évidemment aucun intérêt, puisqu'il ne compare que des valeurs relatives ; la diminution de l'indice hypothalamique est due chez les Primates non à une régression hypothalamique, mais au très grand développement du cerveau utilisé comme terme de comparaison. Nous avons vu que, à poids somatique égal, ce sont les Lémuriens qui ont, parmi les espèces étudiées, l'hypothalamus le plus développé.

Le second caractère est plus imprécis encore, puisqu'il laisse au chercheur toute latitude pour isoler et dénombrer les masses nucléaires ; comment peut-on affirmer que l'hypothalamus de telle espèce comprend un ou deux noyaux de plus ou de moins que telle autre, et quelle conclusion en tirer ? A cet égard, les conclusions de Grünthal ou de Feremutsch sur l'absence chez les Anthropomor-

phes de noyaux tubériens seraient intéressantes s'ils n'avaient été identifiés par d'autres auteurs sur le même matériel. Le Gros Clark a fait, en 1936, la critique de la théorie de Grünthal.

3) CONCLUSIONS

Le diencéphale des Insectivores est d'un type structural simple ; aucune de ses parties ne montre d'hypertrophie ou de régression considérables.

Il n'existe pratiquement pas, d'après les rapports volumétriques, de noyaux montrant des signes de régression. Certains ont un « taux de croissance évolutif » lent ; ces noyaux sont le plus souvent phylogénétiquement anciens. D'autres, au contraire, ont une évolution phylogénétique plus rapide ; presque toujours néo-thalamiques et liés au néocortex, ils offrent dans leur développement un parallélisme très net avec celui des aires cérébrales néo-corticales ; le meilleur exemple en est le groupe dorsal.

Les tailles cellulaires sont liées non au poids somatique, mais au poids encéphalique. Les espèces évoluées ont ainsi, à poids somatique égal, des cellules de taille supérieure à celle des espèces primitives. Il existe en outre des familles dans lesquelles les tailles cellulaires diencéphaliques sont anormalement faibles (Talpidae) ou fortes (Chrysochloridae).

Les densités cellulaires enfin semblent ne présenter aucun rapport simple avec le degré d'évolution. Il existe seulement un phénomène de compensation ; les espèces sont à la fois magno- et paucicellulaires, ou parvo- et multicellulaires.

B) LA LIGNEE PHYLOGENETIQUE INSECTIVORES-PRIMATES

Il reste à dégager les principaux traits évolutifs de la lignée Insectivores-Primates, pour apporter au dossier déjà complexe de l'origine des Primates les résultats de l'analyse architectonique du diencéphale.

Après avoir brièvement résumé les données qualitatives concernant ce problème, et discuté de la valeur des méthodes quantitatives utilisées, je mettrai en évidence les structures stables et les structures « évolutives » du diencéphale, puis j'étudierai une

à une les diverses familles, dans le but de les situer dans la lignée ; j'examinerai enfin deux problèmes particulièrement intéressants :

- l'adaptation à la vie semi-aquatique et ses conséquences ;
- les affinités des Tupaiidae avec les Lémuriens.

1) LES DONNÉES QUALITATIVES

Une étude purement qualitative du diencéphale des Insectivores eût été difficile ; les variations architectoniques d'une famille à l'autre sont de faible amplitude, et les plus fréquentes sont des variations volumétriques entraînant parfois, quand elles sont assez fortes, des modifications de voisinage. Les seules variations d'ordre qualitatif concernent *Galago*, dont le diencéphale présente des structures « nouvelles » qu'on ne trouve pas chez les Insectivores (noyau limitant ; différenciation du pulvinar — homologue du noyau dorsal caudal des Insectivores — en plusieurs masses élémentaires ; absence de noyau postérieur), et *Tupaia*, avec l'apparition dans le ganglion géniculé latéral d'une lamination nette du noyau dorsal.

Les autres variations, même très accusées, concernent des structures présentes chez toutes les espèces :

- Noyaux antérieurs. Le noyau antérodorsal est très développé chez les Macroscelididae, le noyau antéroventral très différencié chez *Galago*.
- Centre médian. Il n'a ses caractères définitifs que chez *Galago* et *Tupaia*, mais on en trouve l'équivalent chez les formes les plus primitives.
- Ganglions géniculés. Le ganglion latéral, centre optique primaire, diffère beaucoup entre les espèces microoptiques (ou aveugles) et les espèces macrooptiques (Macroscelididae). Le ganglion médial est bien plus massif chez les espèces semi-aquatiques.
- Noyau réticulé. Il s'amincit chez les espèces évoluées.

Dans l'hypothalamus, on note de même :

- la meilleure différenciation et l'encapsulement du noyau subthalamique chez les formes évoluées ;
- la grande taille des noyaux neurosécrétoires et la présence de

formations ventriculaires accessoires chez les espèces à grosse hypophyse (*Tenrec*) ;

- la différenciation cellulaire (grande taille, forte colorabilité) du noyau paramamillaire chez les Crocidurinae ;
- enfin une subdivision architectonique plus poussée et un meilleur encapsulement du corps mamillaire chez quelques espèces parmi les plus évoluées.

De tels résultats sont loin d'être négligeables, et l'on peut même affirmer que des différences d'ordre qualitatif sont plus importantes que des différences d'ordre quantitatif ; elles sont malheureusement en très petit nombre, et ne font guère qu'isoler des Insectivores *Galago*, Lémurien typique, et peut-être *Tupaia*, bien que la lamination du noyau géniculé latéral dorsal ne soit pas une raison suffisante pour séparer les Tupaiidae des Macroscelididae.

La plupart des différences sont donc d'ordre quantitatif ; quand elles sont perceptibles à l'œil nu, elles ne sont pas toujours appréciées à leur juste valeur ; l'observateur a tendance, en effet, à estimer les valeurs relatives et non absolues. C'est ainsi, pour ne citer que quelques exemples, qu'on peut lire couramment que, chez les Primates, dès le niveau Lémuriens, s'observe la régression des structures olfactives, antérieures, médianes ou réticulées. L'analyse quantitative de ces structures donne des résultats tout différents, comme le montre le tableau n° 95.

Galago, dans tous les cas cités, est pourvu d'un indice de relation supérieur à ceux d'*Erinaceus* ou d'*Elephantulus*, pourtant tous deux plus primitifs, et réputés plus macrosmatiques que lui. On note toutefois une légère régression de *Tupaia* à *Galago* pour les noyaux habénulaire médial et réticulé. Une analyse quantitative analogue faite sur les Primates permettrait de vérifier la réalité de cette régression.

Les mêmes structures, jugées d'après leur volume relatif par rapport à l'ensemble de l'encéphale, donnent :

Structure	Volume relatif par rapport à l'encéphale			
	<i>Erinaceus</i>	<i>Elephantulus</i>	<i>Tupaia</i>	<i>Galago</i>
N. habénulaire médial	207 × 10 ⁻⁶	153 × 10 ⁻⁶	181 × 10 ⁻⁶	100 × 10 ⁻⁶
N. antéroventral	303 »	352 »	344 »	384 »
N. médians et intral.	1477 »	982 »	1029 »	1021 »
N. réticulé	2179 »	1827 »	2421 »	1373 »

La comparaison des deux tableaux est fort instructive. Elle montre tout d'abord qu'en valeur relative il y a effectivement diminution de volume de la plupart des structures ; le noyau antéro-ventral toutefois, contrairement à l'opinion la plus courante, augmente de volume non seulement à poids somatique constant, mais même en valeur relative, quand on suit la lignée évolutive. Mais on a considéré si longtemps les noyaux antérieurs comme liés à l'olfaction qu'IL FALLAIT que leur taille diminue chez les Primates. Non seulement l'observateur apprécie mal les différences quantitatives sans le secours des mesures effectives, mais il apprécie souvent avec des idées préconçues.

Si l'on compare maintenant les valeurs relatives et les indices de relation des quatre espèces choisies pour jalonner la lignée phylogénétique Insectivores-Primates (*Erinaceus* : Er, *Elephantulus* : El, *Tupaia* : Tu et *Galago* : Gg), on constate que les valeurs relatives ne traduisent même pas fidèlement le sens d'évolution des structures. On trouve l'ordre Er - El - Gg - Tu pour les noyaux habénulaire médial et réticulé d'après les indices, et l'ordre Er - Tu - El - Gg d'après les valeurs relatives. Pour les noyaux antéroventral et médians, il n'y a pas non plus de concordance. On ne peut donc utiliser les volumes relatifs des divers noyaux, ni pour apprécier leur importance réelle, ni même pour juger de l'ordre dans lequel se classent les diverses espèces pour une structure déterminée.

2) LA MÉTHODE QUANTITATIVE

La méthode quantitative utilisée, sans être parfaite, élimine la plupart des imperfections dues aux appréciations relatives. Les reproches qu'on peut lui faire sont les suivants :

a) Elle nécessite, pour être utilisée avec le maximum de sécurité, une grande précision dans les valeurs analysées ; il faut donc plusieurs représentants de chaque espèce étudiée. Il est indispensable, en particulier, de connaître le poids somatique moyen de l'espèce (on ne peut ainsi rien déduire des valeurs concernant *Chrysochloris*, présent par un seul spécimen ; leur seul intérêt est de confirmer les résultats tirés de l'étude de *Chlorotalpa*).

b) Les coefficients de corrélation n'ont pas de signification en eux-mêmes ; seule intervient la comparaison des divers coeffi-

cients entre eux. Ils sont en effet d'autant plus élevés que l'amplitude des abscisses est plus grande, indépendamment de l'étroitesse de la relation analysée. Il faut donc chercher un moyen d'apprécier la valeur de ce coefficient (d'où l'introduction du coefficient $R = r/r^0$).

c) Le calcul de la constante d'équilibre (pente de la droite de régression, valeur a de la formule $y = b.x^a$) pour l'ensemble des 17 espèces étudiées donne des résultats souvent aberrants, parce que ces espèces ne sont pas taxonomiquement homogènes. Le coefficient de Dubois (1897) a été calculé à l'origine en comparant deux à deux des espèces voisines, mais de poids somatique différent. Si l'on utilise un lot hétérogène, la valeur de la pente trouvée n'a plus rien de naturel.

Pour concilier à la fois la nécessité de n'utiliser que des espèces voisines, mais assez nombreuses néanmoins pour que le résultat soit significatif, j'ai choisi de calculer, outre la constante d'équilibre de l'ensemble des 17 espèces étudiées, celle du lot des Soricidae terrestres, très homogène (quatre espèces appartenant à deux genres), et celui des Insectivores terrestres (8 espèces appartenant aux Soricidae, Talpidae, Tenrecidae et Erinaceidae) ; le niveau évolutif de ces quatre familles (dont les espèces semi-aquatiques sont exclues), est voisin, et l'amplitude des poids somatiques est maximum. Cette méthode a l'inconvénient de faire répéter trois fois les calculs pour en comparer les résultats.

Outre l'appréciation du degré de corrélation liant les deux ensembles de valeurs étudiées, et la constante d'équilibre du graphique représentatif, la méthode quantitative fournit, pour chaque espèce, l'indice de relation (c'est-à-dire, à partir de la constante b de la formule $y = b.x^a$, la valeur $b/T \%$; T représente la moyenne des indices origine b des huit Insectivores terrestres). Il est important en effet de savoir la façon dont se comportent les diverses espèces dans les corrélations étudiées.

En outre, la comparaison des diverses corrélations liant diverses structures à une autre impose de choisir pour toutes une constante d'équilibre commune. C'est pourquoi, dans les graphiques donnés en illustration, ce n'est pas la droite de régression de la relation qui a été tracée, mais la droite de régression moyenne calculée à partir de toutes les relations du même type. Cette entorse à la signification mathématique de cette méthode est jus-

tifiée par les nombreux avantages qu'on peut tirer de la comparaison directe des indices de relation, pour une espèce, ou pour une structure déterminées. C'est de telles comparaisons que proviennent les éléments permettant de juger soit du caractère « stable » ou « évolutif » des diverses structures, soit du degré d'évolution des espèces étudiées.

3) STRUCTURES STABLES ET STRUCTURES ÉVOLUTIVES

Pour apprécier le caractère plus ou moins stable des divers noyaux diencéphaliques, j'ai considéré pour chacun la somme des écarts entre l'indice de relation de chacune des 17 espèces et l'indice de référence (Insectivores terrestres, $T = 100$). Ainsi, pour le noyau antérodorsal, les indices de relation des quatre Soricidae terrestres (84 128 124 et 78) conduisent à la somme des écarts : $16 + 28 + 24 + 22$.

On a remarqué, en effet, que les indices de relation par rapport au poids somatique traduisent, quand ils sont voisins, des structures relativement stables. Cette somme des écarts n'ayant aucune valeur intrinsèque, il est préférable de la comparer à la somme minimum obtenue, celle du noyau infundibulaire. Le rapport ainsi défini, ou « rapport de variabilité » (Rv) prend dans le diencéphale les valeurs mentionnées dans le tableau n° 96.

Ce tableau permet d'apprécier non seulement la variabilité des diverses structures diencéphaliques chez les Insectivores, mais aussi l'évolution de cette variabilité chez les Lémuriens. Le noyau dorsal caudal (et son homologue le pulvinar de *Galago*) fournit le rapport le plus élevé (13,17) ; chez les seuls Insectivores (sans *Galago* ni *Tupaia*, dont le sort reste à régler), ce rapport n'est plus que 1,77, c'est-à-dire voisin de celui du noyau dorsal intermédiaire. Un autre rapport élevé est celui du noyau antéromédial (7,04) ; chez les Insectivores sensu stricto, ce rapport devient inférieur à celui du noyau antérodorsal (4,12 contre 4,66).

Chez les Insectivores, les *structures stables* sont les suivantes :

- la région hypothalamique tubérienne (Rv moyen : 1,05 ; noyau infundibulaire, Rv : 1,00) ;
- les noyaux médians et intralamellaires (Rv : 1,07) ; il existe en

- réalité dans ce groupe des noyaux très stables et d'autres qui sont légèrement évolutifs (le noyau central, par exemple) ;
- l'épithalamus (Rv : 1,09) et surtout le noyau habénulaire latéral ;
 - le noyau parataenial (Rv : 1,18) ;
 - les noyaux hypothalamiques neurosécrétoires, et surtout le noyau paraventriculaire (Rv : 1,21) ;
 - le noyau ventral médial (Rv : 1,28).

Tableau N° 96. Rapport de variabilité.

Structures	Rapport de variabilité (Rv)	
	Insectivores seuls	Insectivores + Lémuriens
Diencephale	1,50	2,18
Epithalamus	1,09	1,24
N. habénulaire médial	1,16	1,39
N. habénulaire latéral	1,08	1,17
Thalamus	1,88	2,93
N. antérodorsal	4,66	4,48
N. antéroventral	2,86	3,74
N. antéromédial	4,12	7,04
N. parataenial	1,18	1,31
N. médial	1,44	2,85
N. parafasciculaires	1,54	2,04
N. médians et intral.	1,07	1,45
N. dorsal oral	4,12	4,15
N. dorsal intermédiaire	1,88	4,02
N. dorsal caudal	1,77	13,17
N. ventral oral	1,75	2,49
N. ventral intermédiaire	1,78	3,15
N. ventral médial	1,28	1,34
N. ventral caudal	2,28	3,33
Gg géniculé latéral	2,93	4,63
Gg géniculé médial	3,59	4,23
Pretectum	2,50	2,71
N. réticulé	1,79	2,52
Zone incertaine	1,21	1,45
Subthalamus	1,28	1,69
N. subthalamique	2,02	3,30
Hypothalamus	1,05	1,27
N. supraoptique	1,42	1,44
N. paraventriculaire	1,21	1,23
N. tubériens	1,05	1,46
N. infundibulaire	1,00	1,00
N. périmamillaires	2,04	2,09
N. mamillaire latéral	2,23	3,34
N. mamillaire médial	1,92	2,30

Ces structures restent stables quand on incorpore les Lémuriens aux Insectivores ; elles appartiennent au thalamus à connexions striées (groupe médian), au thalamus à afférences olfactives (habénula et noyau parataenial), ou gustatives (noyau ventral

médial), ou enfin aux centres hypothalamiques liés à l'hypophyse. Elles conservent, même chez les espèces les plus évoluées, une importance égale ou légèrement supérieure (à poids somatique constant) à celle qu'ils ont chez les formes les plus primitives ou macrosmatiques. On ne peut donc parler de « régression » dans la lignée Insectivores-Primates, mais simplement de « palier ».

Il existe ensuite des *structures normales* qui suivent la complication lente des centres nerveux et l'augmentation de poids somatique qui lui est généralement parallèle. Citons :

- la zone incertaine (Rv : 1,21) ;
- le noyau médial (Rv : 1,44) et les formations parafasciculaires (Rv : 1,54) ;
- les formations dorsales caudales et ventrales orales (Rv moyen : 1,80) et le noyau réticulé (Rv : 1,79).

Ces structures subissent une poussée évolutive plus ou moins importante chez les Lémuriens ; celles qui se transforment le plus sont le noyau médial (Rv : 2,85) et surtout les formations dorsales intermédiaire (Rv : 4,02) et caudale (Rv : 13,17).

Enfin, certaines formations manifestent une *grande variabilité* chez les Insectivores. Ce sont :

- le noyau subthalamique (Rv : 2,02) ;
- les formations mamillaires et périramillaires (Rv moyen : 2,06) ;
- le prectectum (Rv : 2,50) ;
- les relais thalamiques de sensibilité : noyau ventral caudal (Rv : 2,28), ganglion géniculé latéral (Rv : 2,93) et ganglion géniculé médial (Rv : 3,59) ;
- les noyaux antérieurs (Rv moyen : 3,88) ;
- le noyau dorsal oral (Rv : 4,12).

Aucune de ces structures n'a de développement évolutif net chez les Lémuriens. On peut parler de « palier » en ce qui concerne le noyau dorsal oral (Rv : 4,15), le prectectum (Rv : 2,71) ou le ganglion géniculé médial (Rv : 4,23). L'évolution est normale partout ailleurs, et ne fait un léger saut que pour le noyau subthalamique (Rv : 3,30).

De cet examen rapide, on peut donc déduire qu'il n'existe aucun signe chez les Insectivores des grands faits évolutifs qui caractérisent le diencephale des Primates.

4) LA PLACE DES DIVERSES FAMILLES D'INSECTIVORES DANS L'ÉVOLUTION

Pour apprécier le degré d'évolution de chaque espèce étudiée, le total des indices de relation par rapport au poids somatique de tous les noyaux diencéphaliques a été calculé. Le nombre ainsi trouvé est d'autant plus élevé que l'espèce est « plus évoluée ». Ces nombres n'ayant toutefois aucune signification, mieux vaut les comparer au total le plus faible (qui caractérise l'espèce « la plus primitive », *Tenrec*). Ces « rapports de degré évolutif » ainsi définis classent les espèces dans l'ordre suivant :

Te : 1,00	Co : 1,22	Sm : 1,25	Cr : 1,41	Sa : 1,44	Se : 1,51
Ne : 1,81	Er : 1,90	Ct : 2,07	Cc : 2,38	Po : 2,39	Ta : 2,46
El : 3,50	Gm : 3,75	Rh : 4,57	Tu : 6,40	Gg : 7,67	

L'ordre obtenu est phylogénétique : Tenrecinae — Crocidurinae — Soricinae — Erinaceidae — Chrysochloridae — Talpidae — Macroscelididae — Tupaiidae — Galagidae. Les espèces semi-aquatiques (qui seront étudiées plus loin) ont un rapport supérieur à celui des espèces terrestres taxonomiquement voisines.

a) TENRECIDAE (*Tenrec*, *Setifer*).

C'est la famille la plus primitive des Insectivores étudiés. La comparaison avec *Solenodon*, malheureusement impossible, ou l'étude d'autres Tenrecidae permettrait de savoir si *Tenrec* reste l'Insectivore actuel le plus primitif.

Tenrec. Des grandes subdivisions diencéphaliques, le thalamus est le plus réduit (i. r. = 59) et l'hypothalamus le plus développé (i. r. = 82). Les formations de petite taille sont le noyau antéro-ventral (i. r. = 23), les formations mamillaires et périramillaires (i. r. = 27), le noyau ventral oral (i. r. = 37), les noyaux antérieurs (i. r. = 38) et ventraux (i. r. = 49).

Les formations de grande taille sont le noyau dorsal caudal (i. r. = 110), les noyaux neurosécrétoires (i. r. = 128), le noyau infundibulaire (i. r. = 128) et les noyaux tubériens (i. r. = 105). L'hypothalamus pauvre en myéline est donc important, et l'hypothalamus riche en myéline (corps mamillaire) rudimentaire.

Le faible développement des noyaux antérieurs concorde bien avec la nature non olfactive de ces noyaux chez un animal particulièrement macrosomatique. La taille du noyau dorsal caudal s'explique moins bien.

Setifer. L'analyse quantitative du diencephale confirme celle du poids encéphalique chez *Setifer* ; cette espèce, bien que plus petite que *Tenrec*, se trouve à un niveau évolutif plus avancé. Le thalamus de type primitif (i. r. = 98) et l'hypothalamus prépondérant (i. r. = 140) sont comparables à ceux des Soricidae. Les formations de petite taille sont le noyau dorsal oral (i. r. = 21), le noyau antéroventral (i. r. = 28) et plus généralement le groupe antérieur (i. r. = 41), enfin le corps mamillaire et ses annexes (i. r. moyen = 58). Le noyau ventral oral est de petite taille (i. r. = 66), mais les noyaux ventraux dans leur ensemble sont plus développés (i. r. = 92). Les formations de grande taille sont les noyaux neurosécrétoires (i. r. = 156), le noyau infundibulaire (i. r. = 142) et les noyaux tubériens (i. r. = 139). Enfin, le ganglion géniculé latéral (i. r. = 183) montre que cette espèce est moins microptique que la moyenne des Insectivores.

Setifer, bien qu'il montre un poids encéphalique et des volumes nucléaires plus grands que ceux de *Tenrec* (à poids somatique égal), présente les mêmes caractères primitifs que lui : faible développement des formations thalamiques antérieures et ventrales, du corps mamillaire et des formations associées, grand développement des structures basales liées à l'hypophyse (noyaux tubériens et neurosécrétoires).

b) SORICIDAE (*Crocidura*, *Sorex*).

On peut considérer cette famille comme la plus représentative de l'ordre des Insectivores, car elle renferme des espèces biologiquement peu différenciées, mais de petite taille. A cette famille appartient l'animal dont le diencephale a été pris pour type des Insectivores (*Sorex araneus*, pages 38-76).

Crocidura. Les grandes subdivisions diencephaliques présentent un certain équilibre des formations thalamiques (i. r. = 86) et hypothalamiques (i. r. = 80), toutes deux inférieures à l'épithalamus (i. r. = 100) et au subthalamus (i. r. = 104). Il y a peu de

structures de petite taille ; citons le noyau dorsal caudal (i. r. = 51), le noyau paraventriculaire neurosécrétoire (i. r. = 52), le noyau subthalamique (i. r. = 62) et le noyau antéroventral (i. r. = 65). De même, peu de structures de grande taille sont présentes : le ganglion habénulaire (i. r. = 103), les formations parafasciculaires (i. r. = 105), le noyau dorsal oral (i. r. = 115), la zone incertaine (i. r. = 103), le noyau supraoptique (i. r. = 107) et, enfin, le corps mamillaire (i. r. = 106). Noyaux infundibulaire (i. r. = 79) et tubériens (i. r. = 83), très importants chez les Tenrecidae, ont ici un indice de relation inférieur à celui du diencéphale (i. r. = 85).

Sorex. Les grandes subdivisions diencéphaliques sont très équilibrées, comme on peut en juger d'après les indices de relation ci-dessous :

diencéphale	:	82
épithalamus	:	82
thalamus	:	82
subthalamus	:	79
hypothalamus	:	81

Il existe néanmoins des structures de petite taille, comme le noyau dorsal caudal (i. r. = 46), le ganglion géniculé latéral (i. r. = 58), le noyau supraoptique (i. r. = 59), le noyau ventral caudal (i. r. = 61), le noyau antéromédial (i. r. = 68) et, enfin, le noyau ventral oral (i. r. = 69).

Les structures de grande taille sont le groupe antérieur (i. r. = 102), la zone incertaine (i. r. = 104), le corps mamillaire et ses annexes (i. r. = 106) et surtout le noyau neurosécrétoire paraventriculaire (i. r. = 113), le noyau subthalamique (i. r. = 118) et, lié à ce dernier sans doute, le noyau ventral intermédiaire (i. r. = 143).

Les noyaux infundibulaire (i. r. = 80) et tubériens (i. r. = 97) sont plus développés que chez *Crocidura*.

Quelques traits sont communs aux deux genres de Soricidae : la petitesse des centres optiques (ganglion géniculé latéral et noyau dorsal caudal) et la bonne différenciation du corps mamillaire. Il existe en revanche une curieuse alternance des noyaux neurosécrétoires : le noyau paraventriculaire est grand chez *Sorex*, petit chez *Crocidura*, et inversement pour le noyau supraoptique.

c) ERINACEIDAE (*Erinaceus*).

Le Hérisson est un animal primitif de grande taille qui montre une certaine tendance à se différencier dans le sens Ménotyphles. D'après Carlsson (1910 et 1922), il faut chercher dans les Erinaceidae les ancêtres probables des Macroscelididae.

Par rapport à l'ensemble du diencephale (i. r. = 129), les diverses subdivisions sont moins développées (Hypothalamus : 116 ; épithalamus : 115 ; subthalamus : 107), sauf le thalamus proprement dit (i. r. = 140). Une telle prépondérance des formations thalamiques n'était pas encore apparue de façon si catégorique.

Les structures de petite taille sont le noyau neurosécrétoire paraventriculaire (i. r. = 45), le noyau subthalamique (i. r. = 62), le noyau dorsal oral (i. r. = 70), le corps mamillaire et ses annexes (i. r. = 65), enfin, le noyau ventral oral (i. r. = 86).

Les formations de grande taille sont le noyau parataenial (i. r. = 170), le noyau médial (i. r. = 172), le noyau ventral médial (i. r. = 167), le noyau dorsal intermédiaire (i. r. = 174) et le noyau ventral caudal (i. r. = 190). Le ganglion géniculé latéral (i. r. = 204) et le noyau dorsal caudal (i. r. = 279) sont liés à la grande taille du chiasma optique, qui fait de cette espèce la mieux pourvue des microptiques (Bauchot et Stephan, 1961).

Erinaceus possède donc quelques caractères primitifs, comme l'importance des noyaux parataenial ou ventral médial, le faible développement du noyau subthalamique et du corps mamillaire, et quelques caractères spécialisés, comme la grande taille des centres visuels et du centre thalamique somesthésique.

d) CHRYSOCHLORIDAE (*Chlorotalpa*, *Chrysochloris*).

Chrysochloris n'étant connu que par un exemplaire, on ne peut tirer aucune conclusion valable de l'étude de ses indices de relation. Ses valeurs sont toutefois, dans la grande majorité des cas, voisines de celles de *Chlorotalpa*. La discussion qui suit s'applique donc aux deux genres.

Par rapport au diencephale (i. r. = 141), le subthalamus et l'hypothalamus (i. r. = 130) sont légèrement plus petits, le thalamus (i. r. = 149) légèrement plus grand ; seul l'épithalamus est très développé (i. r. = 172).

Le rapport thalamus / hypothalamus ($149 : 130 = 1,15$) est

inférieur à celui des *Erinaceidae* (1,21) mais nettement supérieur à ceux des *Crocidurinae* (1,07), des *Soricinae* (1,01) et des *Tenrecinae* (0,71). Les *Chrysochloridae* ne sont donc ni une famille très primitive, comme l'estiment les systématiciens, ni aussi « évoluée » que ne l'indiquent leurs indices de relation (par suite de leur faible densité cellulaire), mais comparable, pour le niveau évolutif, aux *Erinaceidae*.

Les structures peu développées sont les noyaux ventraux caudal (i. r. = 55) et médial (i. r. = 59), le ganglion géniculé latéral (i. r. = 104) et corrélativement le noyau dorsal caudal (i. r. = 84), enfin le noyau infundibulaire (i. r. = 94). Les structures de grande taille sont le noyau subthalamique (i. r. = 183), les noyaux dorsaux oral et intermédiaire (i. r. = 197), les noyaux antérieurs (i. r. = 168), le noyau médial (i. r. = 204) et enfin le ganglion géniculé médial (i. r. = 226). Ce dernier point confirme la remarque de Frankl-Hochwart (1902), qui avait trouvé chez *Spalax typhlus*, Rongeur aveugle adapté à la vie fouisseuse, un ganglion géniculé médial « enorm gross ».

Les *Chrysochloridae* montrent au total une macrosmie nette, une microptie accusée, une faible différenciation du noyau ventral caudal. Certains centres bien développés montrent par contre un début d'évolution incontestable : noyaux subthalamique, dorsaux antérieurs, antérieurs. L'étude des formations cérébrales ne confirme donc pas l'opinion des systématiciens qui considèrent les *Chrysochloridae* comme TRÈS primitifs et les rangent au voisinage immédiat des *Solenodontidae* et des *Tenrecidae*.

e) TALPIDAE (*Talpa*).

Les *Talpidae* forment la seconde famille d'espèces microptiques ou aveugles, adaptées le plus souvent, comme les *Chrysochloridae*, à la vie hypogée.

Par rapport au diencéphale (i. r. = 155), l'épithalamus est réduit (i. r. = 138) ainsi que les structures subthalamiques (i. r. = 144) et hypothalamiques (i. r. = 141). Le thalamus est assez développé (i. r. = 167) et le rapport thalamus / hypothalamus (1,18) est voisin de ceux des *Chrysochloridae* et des *Erinaceidae*.

Les structures de petite taille sont avant tout le ganglion géniculé latéral (i. r. = 29), ce qui fait de la Taupe la plus « aveugle » des espèces à globe oculaire non apparent, le noyau supraoptique

(i. r. = 65), les noyaux infundibulaire (i. r. = 62) et tubériens (i. r. = 98), enfin le noyau parataenial (i. r. = 107). La petitesse de ces structures (microptie exceptée) est l'indice d'un certain degré d'évolution.

Les structures de grande taille sont les noyaux parafasciculaires (i. r. = 191), le noyau subthalamique (i. r. = 196), le groupe antérieur (i. r. = 220) et corrélativement le corps mamillaire (i. r. = 241), enfin les noyaux dorsal oral (i. r. = 253) et ventral oral (i. r. = 326). Ces structures de grande taille sont également évolutives ; les *Talpidae* apparaissent ainsi comme les plus évolués des *Insectivores* terrestres pris comme référence.

Le grand développement des noyaux antérieurs, dorsal oral et subthalamique sont communs aux *Chrysochloridae* et aux *Talpidae*, ainsi que la faible taille du noyau ventral médial. En revanche, *Talpa* ne comporte pas de centre thalamique auditif très développé, et il est difficile d'associer vie hypogée et meilleure audition.

f) MACROSCOLIDIDAE (*Elephantulus*, *Rhynchocyon*).

Les deux genres étudiés de cette famille macroptique diffèrent assez nettement pour justifier une étude séparée. Il suffit d'ailleurs de comparer le rapport des indices Thalamus / Hypothalamus :

Elephantulus : 1,26 ; *Rhynchocyon* : 1,75

(et, à titre de comparaison, *Tupaia* : 2,10 et *Galago* : 2,57).

Elephantulus. Les indices des grandes subdivisions diencéphaliques traduisent tous un certain degré d'évolution. Par rapport au diencéphale (i. r. = 192), épithalamus (i. r. = 146) et hypothalamus (i. r. = 167) sont réduits, alors que le subthalamus (i. r. = 202) et le thalamus (i. r. = 211) sont bien développés.

Parmi les formations de petite taille, citons le noyau ventral oral (i. r. = 71), le noyau infundibulaire (i. r. = 111), enfin le noyau médial (i. r. = 114) ⁽²⁾. Parmi les formations de grande taille, viennent en tête le noyau antérodorsal (i. r. = 955) et le groupe antérieur en général (i. r. = 510), le ganglion géniculé laté-

(2) Le faible développement parallèle des noyaux ventral oral et médial s'accorde avec les recherches récentes de Johnson (1961) suivant lesquelles l'origine principale des afférences au noyau ventral oral serait le noyau médial.

ral (i. r. = 433) — et corrélativement, le pretectum (i. r. = 345) plus que le noyau dorsal caudal (i. r. = 252) — enfin, le noyau dorsal oral (i. r. = 381) et le corps mamillaire (i. r. = 275).

Rhynchocyon. Les indices sont nettement supérieurs à ceux d'*Elephantulus*, mais la plupart des structures sont à des stades d'évolution voisins. Par rapport au diencéphale (i. r. = 268), l'épithalamus est réduit (i. r. = 206) et plus encore l'hypothalamus (i. r. = 188) ; le subthalamus est relativement petit (i. r. = 218) mais le thalamus est bien plus développé (i. r. = 330) que celui d'*Elephantulus*.

Les structures de petite taille sont le noyau ventral oral (i. r. = 77), les noyaux tubériens (i. r. = 125) et neurosécrétoire paraventriculaire (i. r. = 126), le noyau dorsal caudal (i. r. = 155, malgré la grande taille du ganglion géniculé latéral), le noyau subthalamique (i. r. = 192), le noyau parataenial (i. r. = 193) et enfin le noyau ventral médial (i. r. = 201). Les structures de grande taille sont le noyau antérodorsal (i. r. = 1050) et le groupe antérieur dans son ensemble (i. r. = 708), le ganglion géniculé latéral (i. r. = 776) — et corrélativement le pretectum (i. r. = 512) — enfin le ganglion géniculé médial (i. r. = 433) et le noyau dorsal oral (i. r. = 419).

Il existe entre les deux genres une bonne concordance générale, notamment en ce qui concerne les noyaux antérieurs, les centres optiques et le noyau dorsal oral. La réduction des noyaux tubériens et parataenial traduit cependant chez *Rhynchocyon* un degré d'évolution légèrement supérieur à celui d'*Elephantulus*.

5) L'ADAPTATION A LA VIE SEMI-AQUATIQUE

On peut classer les trois Insectivores qui mènent une vie semi-aquatique d'après leur degré d'adaptation. On fait alors appel à des considérations anatomiques et biologiques dans lesquelles l'encéphale n'a aucune part. On trouvera dans Peyre (1956) une étude écologique intéressante du Desman des Pyrénées (*Galemys pyrenaicus*), et une comparaison avec la Crossope (*Neomys fodiens*). La transformation de la queue en palette natatoire fait de *Potamogale* l'espèce la plus adaptée à ce genre de vie. L'ordre d'adaptation croissante est donc *Neomys* — *Galemys* — *Potamogale*.

a) CHOIX DE L'ESPÈCE TERRESTRE TAXONOMIQUEMENT VOISINE.

Pour juger de l'action de cette adaptation sur les structures cérébrales, il importe de choisir une espèce terrestre taxonomiquement voisine comme terme de comparaison. Les espèces choisies sont les suivantes :

— Pour *Neomys*, *Sorex araneus*. Les deux genres appartiennent à la même tribu, et *S. araneus* a l'avantage sur *S. minutus* d'avoir un poids somatique voisin de celui de *Neomys*.

— Pour *Galemys*, *Talpa*. Les deux espèces appartiennent à la même famille, sinon à la même tribu ; toutes deux sont micropiques, mais leur mode de vie est très différent, puisque la Taupe est non seulement terrestre, mais fouisseuse ; il n'y a malheureusement pas d'autre terme de comparaison possible.

— Pour *Potamogale*, *Setifer*. Les deux genres peuvent être considérés comme appartenant à la même famille. *Setifer* est préférable à *Tenrec*, malgré son poids somatique faible, parce qu'il montre des caractères moins primitifs, et que la forme terrestre la plus proche de *Potamogale* (*Oryzorictes*) est, par son encéphale, plus comparable à *Setifer* qu'à *Tenrec*.

Les rapports d'indices de relation *Neomys* / *S. araneus*, *Galemys* / *Talpa* et *Potamogale* / *Setifer* permettent de juger du degré de transformation des diverses structures diencéphaliques en fonction du degré d'adaptation à la vie semi-aquatique.

b) LES STRUCTURES-TEST.

Quelques structures diencéphaliques montrent un degré de transformation parallèle au degré d'adaptation à la vie semi-aquatique ; leur transformation est d'autant plus grande que l'espèce est mieux adaptée à ce mode de vie. Ces structures sont :

Structures	Rapports d'indices de relation			Sens de la transformation
	Ne/Sa	Gm/Ta	Po/Se	
Epithalamus	1,51	1,28	1,07	Régression
Thalamus	1,36	1,62	2,03	Progression
Groupe antérieur	0,95	1,40	6,43	Progression
Noyaux parafasciculaires	1,16	1,77	2,43	Progression
Noyau dorsal oral	2,06	2,41	18,38	Progression
Noyau ventral intermédiaire	1,13	1,59	2,22	Progression
Noyau ventral caudal	0,89	1,53	3,48	Progression
Ganglion géniculé médial	2,35	3,98	5,40	Progression
Noyau paraventriculaire	1,50	0,55	0,41	Régression
Région mamillaire	1,40	2,03	2,46	Progression

Parmi ces structures, qui classent les trois espèces semi-aquatiques dans l'ordre de leur adaptation, certaines s'expliquent aisément ; ainsi :

— la réduction de l'épithalamus (tendance à la microsmie chez les animaux aquatiques) ;

— la progression du noyau ventral intermédiaire (augmentation des afférences cérébelleuses dans un milieu à trois dimensions) ;

— la progression du noyau ventral caudal (augmentation des afférences somesthésiques et trigéminales) ;

— la progression du ganglion géniculé médial (meilleure audition) ;

— enfin, la régression des noyaux neurosécrétoires (contrôle de la production d'antidiurétine moins strict).

Les autres structures en progression traduisent plutôt un niveau cérébral moyen plus élevé (région mamillaire et groupe antérieur, noyaux parafasciculaires, noyau dorsal oral). En ce qui concerne ce dernier noyau, son grand développement chez les Insectivores évolués, celui du noyau dorsal intermédiaire chez les Simiens (Mayeda, 1941), et celui du pulvinar chez les Anthropoïdes indiquent un recul oro-caudal des centres intégrateurs dorsaux quand on va vers l'Homme. Quant au noyau médial, l'étude des rapports d'indice :

Po/Se : 0,65 Ne/Sa : 0,78 Gm/Ta : 1,17

montre que ce centre est lié non à l'adaptation à la vie semi-aquatique, mais au niveau d'évolution phylogénétique.

c) MODIFICATIONS DUES A L'ADAPTATION A LA VIE SEMI-AQUATIQUE.

On peut donner des structures modifiées dans le même sens chez les trois espèces semi-aquatiques les listes suivantes :

- 1) Structures qui progressent parallèlement à l'adaptation à la vie semi-aquatique :
Thalamus, noyaux antérodorsal, antéroventral, parafasciculaires, dorsal oral, ventral intermédiaire, géniculé médial, périramillaires.
- 2) Structures qui régressent parallèlement à l'adaptation à la vie semi-aquatique :
Epithalamus (surtout le noyau habénulaire latéral).
- 3) Structures qui progressent dans les trois espèces semi-aquatiques :
Diencéphale, subthalamus, noyaux dorsal intermédiaire, ventral oral, réticulé, subthalamique, corps mamillaire.
- 4) Structures qui régressent dans les trois espèces semi-aquatiques :
Aucune.

Seule l'habénula montre, dans le diencephale, une régression relative au cours de la phylogénèse. Elle n'est pourtant pas le seul centre à recevoir des afférences olfactives. Les noyaux qui reçoivent aussi des afférences olfactives sont le noyau parataenial et le noyau médial. Les rapports d'indices de ces structures sont :

Noyau parataenial	Ne/Sa : 0,89	Gm/Ta : 1,36	Po/Se : 0,63
Noyau médial	Ne/Sa : 0,78	Gm/Ta : 1,17	Po/Se : 0,65

Galemys ne montre aucune régression, mais il est remarquable que, pour l'espèce la mieux adaptée (*Potamogale*), la réduction soit maximum. Il semble donc que, chez les Insectivores comme chez la plupart des autres Mammifères (la question n'est pas claire en ce qui concerne les Siréniens), l'adaptation à la vie aquatique entraîne un début de régression de l'appareil olfactif (qui, dans le cas extrême, conduit à l'anosmie des Cétacés Odontocètes).

Parmi les structures qui progressent avec l'adaptation à la vie semi-aquatique, il faut ajouter aux structures-test, le niveau diencephalique général, le subthalamus et notamment le noyau subthalamique (probablement à cause des déplacements en milieu liquide), le noyau dorsal intermédiaire⁽³⁾, le noyau ventral oral (on ignore le rôle de ce noyau à connexions striées, mais sa grande taille chez les Lémuriens en fait un centre « évolutif »), enfin le noyau réticulé.

La somme globale des indices de relation pour tous les noyaux diencephaliques donne les rapports suivants :

Ne/Sa : 1,26 Gm/Ta : 1,53 Po/Se : 1,59.

Les structures diencephaliques, dans leur ensemble, montrent donc une progression parallèle à l'adaptation à la vie aquatique, mais *Neomys* a un rapport bien plus faible que les deux autres espèces. Avec la somme des indices des noyaux dorsaux, ces rapports deviennent :

Ne/Sa : 1,61 Gm/Ta : 1,90 Po/Se : 3,19.

Les noyaux dorsaux étant considérés comme associatifs, on peut déduire du rapport atteint par *Potamogale* que l'adaptation à la vie semi-aquatique augmente non seulement le poids encépha-

⁽³⁾ Des noyaux dorsaux, seul le noyau dorsal caudal ne progresse pas avec l'adaptation à la vie semi-aquatique, probablement parce qu'il est plus nettement lié à la fonction optique ; or les trois espèces semi-aquatiques sont microptiques.

lique ou le volume diencéphalique, mais aussi le niveau d'évolution réel de ces espèces. Mieux donc que le poids encéphalique, et tout comme la surface néocorticale, le volume des noyaux thalamiques dorsaux permet d'apprécier quantitativement la complication des fonctions cérébrales chez les Mammifères.

6) LE PROBLÈME DES TUPAIIDAE

Les systématiciens, s'attachant à telle structure anatomique particulière, fournissent périodiquement des preuves irréfutables pour placer les Tupaiidae soit avec les Macroscelididae dans les Ménotyphles, soit dans les Lémuriens. Il n'est pas dans mes intentions d'aborder ce problème, mais seulement de fournir au dossier les éléments tirés de l'étude du diencéphale.

Tableau N° 97. Marges d'évolution.

Structures	Marges d'évolution (Mé)			
	Gg/Te	Rh/El	Tu/El	Gg/El
Diencéphale	5,82	1,39	1,74	2,06
Epithalamus	2,13	1,41	1,49	1,12
N. habénulaire médial	3,12	1,45	1,68	1,43
N. habénulaire latéral	1,67	1,40	1,37	0,95
Thalamus	9,22	1,56	2,06	2,58
N. antérodorsal	6,93	1,10	0,21	0,30
N. antéroventral	26,39	1,71	1,45	2,47
N. antéromédial	23,10	1,52	2,59	2,69
N. parataenial	2,16	1,33	1,65	0,92
N. médial	9,56	2,31	4,39	5,70
N. parafasciculaires	6,39	1,54	1,72	2,10
N. médians	5,36	1,44	1,37	2,09
N. dorsal oral	4,61	1,10	0,73	0,77
N. dorsal intermédiaire	16,37	1,73	3,54	6,47
N. dorsal caudal	39,51	0,61	10,76	17,25
N. ventral oral	12,59	1,08	4,44	6,56
N. ventral interméd.	14,54	2,41	3,03	5,73
N. ventral caudal	16,70	2,05	2,25	4,34
N. ventral médial	5,13	0,90	0,50	1,04
Gg génicul. latéral	9,32	1,79	1,76	1,59
Gg génicul. médial	5,59	2,19	2,35	2,12
N. réticulé	5,73	1,18	1,74	1,51
Zone incertaine	5,78	1,11	1,13	1,27
Subthalamus	4,35	1,08	1,29	1,42
N. subthalamique	6,66	0,85	2,47	2,50
Hypothalamus	2,58	1,12	1,24	1,27
N. supraoptique	0,84	1,27	1,23	0,52
N. paraventriculaire	0,92	0,61	0,93	0,61
N. infundibulaire	1,26	2,04	1,11	1,46
N. tubériens	2,66	0,59	1,20	1,32
N. périramillaires	5,83	1,76	1,86	1,35
N. mamillaire latéral	15,15	0,63	1,88	1,21
N. mamillaire médial	14,00	1,02	1,06	1,72

Rien, dans les structures diencéphaliques, ne permet de trancher définitivement le débat. Par certains aspects (ganglion géniculé latéral laminé, noyau dorsal caudal de grande taille), *Tupaia* annonce les Lémuriens ; mais son pretectum très développé est bien plus proche de celui des Insectivores vrais que de *Galago*.

Pour chaque structure diencéphalique analysée, j'ai considéré le rapport des indices de relation *Galago* / *Tenrec* ; la comparaison de l'espèce la plus évoluée à l'espèce la plus primitive précise le sens de la transformation et son amplitude. Les divers rapports :

Galago / *Elephantulus*, *Tupaia* / *Elephantulus* et *Rhynchocyon* / *Elephantulus* permettent de comparer la marge d'évolution (Mé) à l'intérieur des Macroscelididae mêmes (on a vu que *Rhynchocyon* montre un degré d'évolution supérieur à celui d'*Elephantulus*), et les marges d'évolution qui séparent cette dernière famille des Tupaiidae et des Galagidae (tableau n° 97).

En utilisant tout d'abord le rapport *Galago* / *Tenrec*, les structures diencéphaliques peuvent être classées en plusieurs catégories :

- a) Structures qui progressent dans de très grandes proportions (marge d'évolution supérieure à 20) :
Noyaux dorsal caudal, antéroventral et antéromédial.
- b) Structures qui progressent dans de grandes proportions (marge d'évolution comprise entre 10 et 20) :
Noyaux ventral caudal, dorsal intermédiaire, mamillaire latéral, mamillaire médial, ventral intermédiaire et ventral oral.
- c) Structures qui progressent normalement (marge d'évolution comprise entre 6 et 10) :
Noyaux médial, géniculé latéral, antérodorsal, subthalamique et parafasciculaires.
- d) Structures stables (marge d'évolution comprise entre 3 et 6) :
Noyaux périramillaires, zone incertaine, noyaux réticulé, géniculé médial, médians, ventral médial et dorsal oral.
- e) Structures très stables (marge d'évolution comprise entre 1 et 3) :
Noyaux habénulaire médial, tubériens, parataenial, habénulaire latéral, infundibulaire.
- f) Structures régressives (en valeurs relatives) (marge d'évolution inférieure à 1) :
Noyaux neurosécrétoires.

Le plus souvent, les rapports *Tupaia* / *Elephantulus* se situent entre les rapports *Rhynchocyon* / *Elephantulus* et *Galago* / *Elephantulus* ; il n'est évidemment pas possible, dans ces cas, de trancher l'appartenance de *Tupaia* à un groupe ou à l'autre. Dans

quelques cas, en revanche, *Tupaia* se rapproche indubitablement soit des *Macroscelididae*, soit des Lémuriens.

α) STRUCTURES VOISINES CHEZ *TUPAIA* ET CHEZ LES *MACROSCELIDI-DAE*.

1) *L'épithalamus*. La diminution nette de l'indice de relation de l'habénula chez *Galago* ne se retrouve pas chez *Tupaia*. Cette dernière espèce n'est donc pas située sur la voie qui conduit à la microsmie des Primates ; *Galago* au contraire, tout en étant macrosmatique, même par rapport au niveau des Insectivores terrestres, manifeste par rapport aux *Macroscelididae* un début de régression de la sphère olfactive.

2) *Le groupe médian*. Contrairement à l'opinion généralement admise, le groupe médian est plus développé chez *Galago* que chez *Tupaia* et les *Macroscelididae*, grâce au net accroissement de taille des noyaux centraux. Chez *Tupaia*, il ne se manifeste encore aucun signe d'un tel développement.

3) *Noyau ventral caudal*. Centre thalamique récepteur des afférences somesthésiques, le noyau ventral caudal voit son importance doubler entre le niveau de *Tupaia* et des *Macroscelididae* et celui de *Galago*. A ce développement doit correspondre une meilleure analyse du milieu qui entoure l'animal. Il est curieux de constater que *Tupaia*, aux mœurs arboricoles, reste éloigné des Primates ; ce hiatus provient probablement de l'absence, chez cette espèce, d'organes de préhension ; or l'importance des représentations thalamique et corticale des extrémités chez les Primates laisse supposer que l'acquisition de la « main » entraîne ipso facto un net accroissement des centres nerveux correspondants.

4) *Noyau supraoptique*. On ne note pas, chez *Tupaia*, la nette régression présente chez *Galago* ; mais j'ignore si la petite taille du noyau supraoptique chez *Galago* est caractéristique des Lémuriens.

5) *Région mamillaire*. A l'exception du noyau mamillaire latéral, les divers noyaux de la région mamillaire ont une importance voisine chez les *Macroscelididae* et chez *Tupaia*, sans qu'on puisse

observer corrélativement le même phénomène pour les noyaux antérieurs.

Ce sont donc les trois premières structures (Habénula, groupe médian et noyau ventral caudal) qui rapprochent *Tupaia* des Macroscelididae. Les deux premières sont stables et leur similitude est sans grande signification. Le noyau ventral caudal, au contraire, rappelle que *Tupaia* n'est pas un animal typiquement arboricole et qu'il n'a pas encore acquis les centres nerveux des quadumanes.

b) STRUCTURES VOISINES CHEZ TUPAIA ET CHEZ GALAGO.

1) *Groupe antérieur*. La similitude est particulièrement frappante en ce qui concerne les noyaux antéroventral et antéromédial, mais peut être étendue à tout le groupe. Elle traduit d'ailleurs surtout l'isolement des Macroscelididae, plutôt qu'une réelle ressemblance entre *Tupaia* et les Lémuriens. Par les noyaux antérieurs, les Macroscelididae se placent sur un rameau latéral des Insectivores, alors que *Tupaia* manifeste une structure normale.

2) *Noyau médial*. La grande taille de ce noyau, caractéristique des Primates, apparaît nettement chez *Galago* ; chez *Tupaia*, le retard sur les Lémuriens est très faible, alors que les Macroscelididae ont à cet égard une structure « Insectivore » typique.

3) *Noyau dorsal oral*. C'est un noyau phylogénétiquement stable car, s'il acquiert un fort développement chez les Insectivores les plus évolués (Macroscelididae en particulier), il reste à ce niveau chez les Lémuriens. Comparée à son extension chez certaines espèces comme *Galemys*, la taille du noyau dorsal oral chez les Lémuriens traduit un début de régression réelle, présente à la fois chez *Tupaia* et *Galago*. Cette observation est conforme à l'opinion de Mayeda (1941) suivant laquelle on peut observer chez les Primates un déplacement oro-caudal du développement des centres associatifs dorsaux.

4) *Noyau dorsal caudal*. Cette homologie confirme la précédente. Entre les noyaux dorsaux oral et caudal, le noyau dorsal intermédiaire montre une progression fort régulière des Macroscelididae à *Tupaia* et *Galago*. Le noyau dorsal caudal (ou pulvinar)

a chez *Tupaia* une taille telle qu'elle l'apparente immédiatement aux Lémuriens.

5) *Noyau ventral oral*. Ce noyau, aux fonctions encore obscures (connexions pallidées, striées et médiales), est de grande taille chez les Talpidae (surtout chez *Galemys*), et par contre très réduit chez les Macroscelididae. *Tupaia*, avec un noyau ventral oral de taille normale, s'écarte du cas exceptionnel des Macroscelididae et se rapproche de celui des Lémuriens.

6) *Noyau subthalamique*. Comme le noyau ventral oral, ce noyau, bien développé chez les Talpidae et très modeste chez les Macroscelididae, montre une grande similitude entre *Tupaia* et *Galago*. Ces rapports confirment en outre les connexions qui ont été décrites entre les noyaux ventral oral et subthalamique via le pallidum.

Le bilan des structures voisines chez *Tupaia* et chez les Lémuriens montre qu'elles appartiennent aux catégories à marge d'évolution maximum (noyaux antérieurs et dorsal caudal), à marge d'évolution forte (noyau ventral oral), à marge d'évolution normale (noyaux médial et subthalamique), enfin à la catégorie des structures stables (noyau dorsal oral). *Tupaia glis*, pour les structures diencéphaliques qui progressent énormément des Insectivores aux Lémuriens, montre donc un certain « retard de développement » pour le noyau ventral caudal et la région mamillaire, mais se détache des Insectivores en ce qui concerne les noyaux antérieurs, le noyau dorsal caudal et le noyau ventral oral ; d'autres similitudes comme celles des noyaux subthalamique et dorsal oral montrent que, sur le chemin qui mène des Insectivores les plus évolués aux Lémuriens, *Tupaia* est plus proche de ces derniers que des Insectivores.

Chez les Insectivores, certaines structures évoluent rapidement, mais leur évolution ne se poursuit pas chez les Lémuriens. A cet égard, les Macroscelididae doivent être considérés comme un rameau latéral, spécialisé, d'Insectivores. Les Tupaiidae offrent à la fois quelques structures caractéristiques des Insectivores, et de nombreux traits qui montrent une différenciation dans le sens « Primates ». Il est donc préférable de considérer cette famille, non comme voisine des Macroscelididae, mais comme annonciatrice des Primates.

La présence dans le matériel étudié de trois espèces adaptées à la vie semi-aquatique permet de dégager les principales conséquences d'une telle adaptation sur le diencéphale. Non seulement certains centres voient croître leur importance, mais aussi le niveau d'évolution des espèces, en l'occurrence une meilleure coordination des fonctions, est amélioré. Cette adaptation est toutefois moins riche en possibilités que l'adaptation à la vie arboricole. Les *Tupaïidae*, encore mal adaptés à ce mode de vie, fournissent à cet égard le lien évolutif qui sépare les *Insectivores* des *Primates*.

Tableau N° 98. Volumes nucléaires.

Espèce	Ps (g)	Pe (g)	Hm	Hl	Ad	Av	Am	Pt
Sm	5,3	0,10	0,029	0,040	0,011	0,053	0,010	0,032
Sa	10,3	0,19	0,044	0,064	0,026	0,086	0,026	0,050
Cr	11,0	0,19	0,065	0,081	0,026	0,055	0,022	0,032
Co	32,0	0,44	0,096	0,125	0,030	0,054	0,043	0,120
Ta	74,1	1,00	0,206	0,346	0,095	0,459	0,258	0,188
Se	187	1,42	0,247	0,473	0,059	0,094	0,066	0,368
Te	725	2,42	0,373	0,784	0,098	0,166	0,176	0,408
Er	850	3,19	0,662	1,235	0,362	0,968	0,588	1,232
Ne	15,0	0,32	0,091	0,110	0,024	0,092	0,040	0,055
Ct	39,8	0,75	0,186	0,283	0,038	0,112	0,069	0,172
Cc	49,0	0,70	0,226	0,326	0,054	0,219	0,356	0,288
Gm	56,1	1,33	0,220	0,381	0,125	0,716	0,211	0,218
El	56,4	1,31	0,185	0,314	0,515	0,410	0,345	0,218
Gg	81,0	3,25	0,325	0,366	0,194	1,248	1,140	0,248
Tu	160	3,15	0,570	0,790	0,199	1,085	1,633	0,648
Rh	490	6,00	0,933	1,533	1,984	2,513	1,830	1,012
Po	635	4,12	0,705	0,849	0,423	1,738	0,887	0,471

Espèce	M	Pf-CM	Médian	Do	Dim	Dc.	Vo	Vim
Sm	0,138	0,091	0,193	0,056	0,082	0,015	0,104	0,080
Sa	0,218	0,178	0,335	0,142	0,129	0,035	0,242	0,129
Cr	0,268	0,209	0,271	0,177	0,117	0,020	0,260	0,089
Co	0,366	0,417	0,430	0,268	0,218	0,084	0,339	0,076
Ta	1,092	1,194	1,518	1,065	0,795	0,249	2,947	0,440
Se	1,756	0,621	2,286	0,151	1,056	0,300	1,016	0,277
Te	2,200	1,272	2,217	0,925	1,234	0,804	1,256	0,531
Er	6,128	3,353	4,741	1,210	3,711	2,233	3,187	1,072
Ne	0,213	0,258	0,417	0,364	0,222	0,029	0,355	0,180
Ct	1,281	0,419	1,028	0,455	0,624	0,142	1,047	0,326
Cc	1,318	0,533	1,274	0,750	0,945	0,249	0,868	0,257
Gm	1,081	1,798	1,338	2,179	0,939	0,280	2,865	0,595
El	0,841	0,874	1,287	1,369	0,715	0,419	0,550	0,306
Gg	5,915	2,273	3,320	1,294	5,697	8,889	4,430	2,151
Tu	6,754	2,756	3,242	1,818	4,623	8,219	4,435	1,693
Rh	6,812	4,710	6,487	5,267	4,313	0,897	2,078	2,579
Po	2,322	3,076	3,571	5,655	3,154	1,014	3,624	1,256

Volumes en mm.³

Tableau N° 98. Volumes nucléaires.

Espèce	Vc	Vm	GL	GM	P-PT	Rt	ZI	Sth
Sm	0,109	0,102	0,086	0,191	0,133	0,184	0,137	0,020
Sa	0,162	1,158	0,118	0,340	0,197	0,333	0,417	0,051
Cr	0,237	0,098	0,228	0,408	0,231	0,388	0,319	0,020
Co	0,491	0,244	0,368	0,488	0,337	0,628	0,584	0,044
Ta	1,372	0,626	0,191	1,527	1,218	1,858	1,210	0,209
Se	1,536	1,190	2,049	1,463	1,223	1,702	1,802	0,178
Te	1,259	0,865	1,767	2,950	1,503	2,786	1,443	0,340
Er	6,568	3,487	5,502	5,220	2,504	6,952	4,062	0,271
Ne	0,180	0,193	0,215	0,999	0,366	0,692	0,297	0,075
Ct	0,322	0,329	0,420	1,922	0,703	1,139	0,717	0,131
Cc	0,359	0,120	0,599	1,565	1,063	1,185	0,894	0,158
Gm	1,780	0,297	0,433	5,158	1,017	2,561	1,957	0,318
El	1,105	0,965	2,428	1,776	1,995	2,393	1,492	0,206
Gg	5,915	1,236	4,779	4,639	0,622	4,461	2,342	0,637
Tu	4,545	0,886	7,822	7,650	4,610	7,628	3,081	0,932
Rh	7,946	3,058	15,210	13,623	10,345	9,914	5,793	0,612
Po	10,873	2,608	1,909	15,987	3,968	8,126	4,310	0,424

Espèce	S.II	Pv	Inf	Tuber	PériM	CM l	CM m
Sm	0,018	0,043	0,020	0,071	0,046	0,008	0,067
Sa	0,028	0,031	0,035	0,157	0,062	0,008	0,086
Cr	0,057	0,027	0,040	0,138	0,056	0,017	0,074
Co	0,085	0,032	0,049	0,175	0,107	0,030	0,107
Ta	0,096	0,177	0,078	0,417	0,313	0,162	0,425
Se	0,396	0,344	0,308	1,012	0,124	0,027	0,383
Te	0,650	0,672	0,610	1,680	0,184	0,046	0,229
Er	0,769	0,240	0,792	1,729	0,617	0,067	0,641
Ne	0,055	0,058	0,069	0,186	0,122	0,023	0,124
Ct	0,183	0,124	0,064	0,353	0,186	0,016	0,240
Cc	0,167	0,090	0,115	0,568	0,248	0,024	0,311
Gm	0,183	0,082	0,115	0,928	0,608	0,077	0,694
El	0,238	0,231	0,120	0,766	0,178	0,133	0,416
Gg	0,154	0,174	0,217	1,249	0,297	0,197	0,882
Tu	0,538	0,394	0,244	1,673	0,604	0,457	0,803
Rh	1,056	0,491	0,855	1,589	1,096	0,294	1,479
Po	0,230	0,290	0,289	2,073	0,832	0,114	1,264

Volumes en mm³.

Tableau N° 99. Tailles cellulaires.

Espèce	Hm	Hl	Ad	Av	Am	Pt	M	Pf
Sm	6,15	6,54	7,51	7,48	7,55	9,02	10,12	7,28
Sa	6,11	6,46	9,60	9,46	9,79	8,92	10,27	8,38
Cr	6,53	7,08	9,00	8,09	7,81	8,43	9,65	7,81
Co	6,90	7,21	8,67	9,79	8,64	9,50	8,96	7,84
Ta	6,12	7,13	8,60	9,33	12,17	10,33	11,43	9,28
Se	7,88	7,45	11,78	10,76	10,22	12,75	11,58	9,06
Te	7,93	10,51	10,71	10,67	10,93	12,43	12,80	10,25
Er	9,99	9,67	12,67	12,77	12,62	15,56	14,75	10,68
Ne	6,32	6,36	10,37	10,00	9,45	9,07	10,79	8,42
Ct	7,86	9,07	13,13	12,13	12,68	13,20	12,86	10,53
Cc	7,83	9,10	13,04	11,80	14,81	12,82	12,68	9,49
Gm	7,67	7,65	11,17	10,39	11,40	10,81	11,57	10,05
El	9,05	8,43	14,79	10,31	12,03	12,08	11,51	10,02
Gg	8,22	9,69	13,91	13,11	13,88	13,70	11,84	12,05
Tu	10,30	9,19	13,41	10,83	12,85	13,77	12,07	11,09
Rh	8,56	9,22	14,44	10,67	13,17	13,80	15,09	11,86
Po	9,56	8,73	13,58	13,26	13,75	10,96	12,70	11,26

Espèce	CM	Pa	Rh	Ce m	PCe- Ce l	Re	Iv	Sm
Sm	7,06	7,68	8,18	7,67	7,30	7,13	7,50	10,00
Sa	8,33	8,56	8,99	8,37	8,14	8,28	7,34	8,95
Cr	8,24	7,99	7,95	7,42	7,74	8,16	7,09	8,55
Co	7,62	7,40	7,73	7,71	8,32	7,20	7,21	7,72
Ta	9,00	8,60	7,83	8,35	7,95	7,55	8,40	8,36
Se	10,77	10,31	8,89	9,11	9,96	9,84	10,86	-
Te	9,04	10,98	-	9,77	9,36	12,13	9,53	-
Er	10,74	12,20	10,33	10,77	9,86	9,62	9,52	11,31
Ne	9,07	8,20	9,10	9,02	8,43	8,06	10,00	8,95
Ct	11,24	9,90	9,89	11,76	10,52	8,61	11,37	11,38
Cc	11,37	10,40	10,52	11,31	11,62	10,24	10,71	11,39
Gm	10,92	9,32	9,20	8,85	7,76	9,43	9,93	8,93
El	9,61	10,67	-	8,92	9,33	8,65	10,13	9,70
Gg	10,67	10,89	10,29	10,40	-	11,82	11,11	10,89
Tu	14,00	11,73	-	-	9,10	9,23	-	9,60
Rh	10,13	10,09	9,82	10,91	-	9,03	10,05	9,27
Po	11,64	12,92	11,33	13,36	13,00	11,62	12,37	15,21

Tailles en μ .

Tableau N° 99. Tailles cellulaires.

Espèce	Do	Dim	Dc	Vo	Vim	Vc	Vm
Sm	9,24	9,16	7,36	8,79	10,63	9,89	10,69
Sa	10,03	9,39	9,22	11,10	10,56	9,97	13,23
Cr	10,82	10,93	8,00	9,97	9,31	9,85	10,45
Co	9,64	8,68	7,32	9,30	10,35	9,73	9,59
Ta	11,00	11,18	9,46	11,39	10,96	10,97	10,59
Se	11,50	11,82	13,32	11,91	11,00	13,33	11,84
Te	11,47	11,46	10,50	11,74	13,36	13,21	12,08
Er	12,71	14,33	12,24	13,17	11,72	14,67	13,46
Ne	10,47	10,81	7,48	10,37	11,20	12,25	10,32
Ct	13,79	13,41	11,18	12,76	14,26	15,48	13,50
Cc	12,88	13,83	10,00	13,10	13,93	13,56	11,90
Gm	13,00	10,77	9,50	11,55	11,44	16,00	12,88
El	9,99	9,82	11,74	11,13	13,54	12,11	11,05
Gg	13,17	13,21	13,00	13,84	13,56	12,83	12,83
Tu	12,28	10,72	11,34	12,24	12,78	12,38	12,38
Rh	13,93	12,82	11,14	13,27	14,25	13,73	14,09
Po	14,12	14,53	13,93	16,43	13,76	14,25	13,83

Espèce	GL d	GL v	GM	PT	P	Rt	ZI
Sm	7,89	6,18	8,31	7,00	7,70	7,80	8,32
Sa	9,55	6,52	8,69	10,02	7,82	9,45	7,22
Cr	9,53	6,80	9,28	7,74	8,03	6,74	8,92
Co	8,17	7,41	9,29	6,68	8,17	7,85	8,04
Ta	10,82	7,52	11,12	7,98	7,89	8,11	8,30
Se	11,78	7,69	12,00	8,49	8,71	11,41	10,94
Te	12,67	9,30	13,67	7,17	9,33	10,06	9,32
Er	15,00	8,89	15,50	9,92	9,90	10,71	9,78
Ne	10,62	6,58	10,03	7,16	7,50	8,72	8,38
Ct	11,22	8,54	12,88	8,82	9,63	12,10	8,64
Cc	12,07	9,39	12,58	9,09	9,60	12,07	9,17
Gm	9,86	6,06	10,42	7,19	9,42	9,69	7,59
El	10,70	9,03	11,61	7,90	9,60	10,20	8,89
Gg	10,78	10,53	10,85	-	-	10,96	8,46
Tu	11,41	14,65	12,05	9,15	-	9,94	12,40
Rh	12,61	11,08	15,30	9,74	-	13,00	10,80
Po	15,83	10,39	14,59	11,77	12,07	13,11	16,67

Tailles en μ .

Tableau N° 99. Tailles cellulaires.

Espèce	Sth	Sch	Nist	S.II	Pv	Inf	VM
Sm	7,76	6,19	7,62	11,13	10,00	7,01	7,53
Sa	8,45	7,29	8,00	9,39	8,92	7,04	8,37
Cr	8,43	6,99	7,31	9,16	7,72	7,45	7,67
Co	6,79	6,22	7,88	9,78	8,18	7,73	7,50
Ta	7,39	6,57	6,72	10,71	8,08	6,56	7,75
Se	9,96	7,82	9,96	12,94	10,23	9,04	8,75
Te	9,50	7,55	9,90	14,84	12,64	9,56	9,85
Er	10,38	7,88	10,89	14,42	11,91	9,64	9,68
Ne	9,74	6,83	7,70	9,28	9,02	7,47	8,64
Ct	10,63	8,03	8,55	13,54	12,68	8,60	9,44
Cc	10,94	8,93	9,58	15,11	13,72	9,13	8,98
Gm	10,19	6,87	7,76	10,72	8,86	9,37	7,97
El	9,73	7,06	8,76	14,11	11,43	8,38	9,00
Gg	11,65	6,80	9,31	10,13	11,11	9,20	10,14
Tu	11,03	7,95	10,86	14,84	11,28	8,76	11,03
Rh	11,96	7,72	9,08	16,18	14,26	9,40	10,37
Po	10,85	7,84	11,26	11,33	11,21	8,63	9,88

Espèce	DM	pp	pM	Int	SM	CM 1	CM m
Sm	6,52	6,69	7,60	6,60	5,84	7,38	7,29
Sa	7,30	6,43	8,57	8,45	6,83	9,00	8,12
Cr	8,20	6,89	8,56	11,65	7,33	7,69	7,44
Co	7,03	6,80	7,79	14,30	7,74	8,34	7,28
Ta	6,51	6,53	7,47	7,61	8,07	7,26	8,11
Se	7,08	7,52	-	10,05	9,51	7,35	8,27
Te	7,89	9,64	-	10,00	8,63	7,37	8,35
Er	8,93	8,33	10,55	12,26	10,35	9,41	9,40
Ne	7,18	7,04	-	7,36	9,15	7,87	7,76
Ct	7,55	7,86	-	9,84	8,36	8,41	8,07
Cc	8,41	7,97	8,79	10,00	8,99	9,25	8,17
Gm	7,21	7,84	6,84	11,72	9,26	7,17	9,18
El	7,80	8,56	9,65	9,97	9,50	8,84	8,38
Gg	9,60	8,65	9,74	11,85	9,77	10,28	11,15
Tu	8,74	7,81	10,70	12,46	10,95	10,76	10,77
Rh	9,38	8,37	9,73	12,00	8,04	10,33	7,49
Po	9,57	8,87	9,65	11,42	10,19	9,87	8,96

Tailles en μ .

Tableau N° 100. Densités cellulaires.

Espèce	Hm	Hl	Ad	Av	Am	Pt	M	Pf
Sm	17,38	7,86	4,83	4,28	4,14	3,17	2,21	6,34
Sa	15,00	4,43	3,98	3,07	3,30	3,41	2,50	5,57
Cr	11,77	4,82	3,92	4,82	4,71	3,14	1,46	5,60
Co	13,24	3,66	2,25	1,69	2,54	3,24	1,83	4,79
Ta	9,70	2,33	3,20	1,67	0,80	1,25	0,80	2,33
Se	5,46	2,61	1,58	1,34	1,58	0,85	0,92	1,69
Te	4,23	1,23	1,23	0,74	1,06	0,49	0,35	1,13
Er	2,46	1,34	0,76	0,73	0,67	0,25	0,22	0,95
Ne	12,84	4,05	2,70	2,36	3,72	2,36	1,91	5,07
Ct	6,44	1,87	2,11	1,27	0,63	0,88	0,53	2,75
Cc	5,68	2,52	2,10	0,98	0,76	1,37	0,53	1,90
Gm	4,93	2,69	2,02	1,57	1,68	1,46	0,78	2,24
El	6,09	2,54	0,99	2,15	1,80	0,99	0,99	2,57
Gg	6,16	2,71	2,04	1,27	0,88	1,76	1,25	1,27
Tu	4,44	2,71	1,69	2,43	1,44	0,63	0,53	2,18
Rh	3,52	0,80	0,87	1,25	0,84	0,34	0,38	0,76
Po	2,57	1,58	0,92	0,67	0,99	1,62	0,93	0,81

Espèce	CM	Pa	Rh	Ce m	PCe- Ce l	Re	Iv	Sm
Sm	3,72	7,59	4,69	6,07	5,24	5,79	4,00	2,21
Sa	2,95	5,45	4,89	3,41	2,22	4,32	3,30	2,57
Cr	4,03	4,26	3,59	5,38	3,48	3,14	1,79	2,47
Co	3,66	4,79	4,23	4,08	2,12	2,82	1,97	2,54
Ta	1,58	2,26	3,06	2,71	1,39	3,02	1,67	2,71
Se	1,51	2,61	2,29	1,62	1,11	1,55	0,74	-
Te	0,81	1,41	-	0,92	0,95	0,56	0,53	-
Er	0,53	1,45	0,76	0,84	0,70	0,95	0,87	1,17
Ne	3,94	4,17	2,93	3,60	2,25	2,93	1,24	2,36
Ct	1,37	3,17	1,62	1,80	1,27	1,48	0,67	1,83
Cc	1,68	2,52	2,29	2,32	1,33	2,07	1,23	1,87
Gm	0,67	2,47	2,24	1,46	1,40	2,24	1,57	1,57
El	1,55	3,63	-	3,45	1,29	2,22	1,23	1,72
Gg	1,80	2,25	2,54	2,25	2,25	1,37	1,90	1,78
Tu	1,09	1,55	-	1,37	1,37	1,69	0,75	1,63
Rh	0,59	1,14	1,56	1,18	1,18	1,35	0,69	1,67
Po	0,88	0,92	2,25	1,16	0,88	1,16	0,67	0,99

Densités en milliers de cellules par mm².

Tableau N° 100. Densités cellulaires.

Espèce	Do	Dim	Dc	Vo	Vim	Vc	Vm
Sm	2,62	3,03	3,86	3,95	4,00	2,48	1,79
Sa	1,70	1,59	2,61	2,00	2,05	2,05	1,48
Cr	2,13	1,68	2,13	1,98	1,46	1,12	2,24
Co	1,55	1,97	2,68	1,97	1,41	2,11	1,55
Ta	0,52	0,76	0,84	0,81	0,84	1,00	0,76
Se	1,13	0,77	0,67	0,86	0,70	0,63	0,67
Te	0,60	0,46	0,70	0,82	0,39	0,49	0,46
Er	0,39	0,34	0,59	0,50	0,50	0,34	0,36
Ne	1,91	1,46	3,49	2,40	1,13	1,58	2,82
Ct	0,60	0,46	0,85	0,88	0,53	0,32	0,53
Cc	0,73	0,50	1,48	0,86	0,81	0,45	1,15
Gm	0,56	1,23	1,01	1,31	0,90	0,56	1,34
El	1,51	1,27	0,70	1,40	0,60	0,95	1,02
Gg	1,20	0,85	0,81	0,88	0,88	0,85	0,81
Tu	0,49	0,99	1,02	0,72	0,49	0,63	0,63
Rh	0,48	0,59	0,49	0,38	0,41	0,52	0,38
Po	0,46	0,46	0,53	0,36	0,74	0,49	0,53

Espèce	GL d	GL v	GM	PT	P	Rt	ZI
Sm	3,86	4,28	4,83	5,52	3,72	4,83	4,41
Sa	2,16	2,84	2,05	2,39	4,77	2,50	6,02
Cr	3,36	4,26	1,79	3,81	1,68	2,13	3,70
Co	3,66	3,10	1,48	5,35	2,54	2,39	5,63
Ta	1,23	2,19	0,84	1,73	1,56	0,94	1,53
Se	0,49	2,04	0,63	1,65	1,48	1,13	1,09
Te	0,53	1,41	0,42	1,48	0,74	0,56	1,09
Er	0,39	1,48	0,28	1,09	1,40	0,59	1,68
Ne	1,80	5,07	1,91	3,60	3,83	2,82	3,27
Ct	0,74	1,51	0,70	2,32	1,06	0,95	2,43
Cc	0,76	2,71	0,67	2,71	1,54	1,17	3,36
Gm	1,23	3,70	1,34	2,91	1,46	0,90	1,79
El	1,27	2,96	0,74	2,75	1,51	1,44	2,00
Gg	2,57	1,58	1,62	-	-	0,92	2,99
Tu	1,90	0,70	0,70	1,16	-	1,13	1,76
Rh	0,62	0,41	0,34	1,07	-	0,45	1,04
Po	0,42	1,80	0,70	2,42	1,06	0,63	0,53

Densités en milliers de cellules par mm^2 .

Tableau N° 100. Densités cellulaires.

Espèce	Sth	Sch	Nist	S.II	Pv	Inf	VM
Sm	5,66	11,31	7,86	1,66	2,21	6,62	8,28
Sa	4,43	7,16	4,66	3,75	4,77	7,50	6,25
Cr	3,03	9,19	7,40	3,92	5,94	7,40	3,70
Co	5,35	10,99	5,49	2,54	3,10	7,32	6,34
Ta	2,50	5,42	3,89	0,62	1,67	5,42	3,93
Se	0,99	4,79	1,94	1,23	1,87	3,35	2,68
Te	0,77	3,42	1,06	1,30	1,76	2,32	1,83
Er	0,73	3,85	1,12	1,00	0,92	2,55	1,51
Ne	2,59	8,22	3,94	3,04	3,38	,39	4,50
Ct	2,11	5,49	2,75	2,32	1,62	4,33	2,99
Cc	2,69	4,48	2,41	1,57	0,81	3,75	2,96
Gm	2,35	5,94	3,25	2,80	3,25	2,13	3,25
El	2,43	7,12	3,38	2,00	2,32	5,49	2,96
Gg	0,92	4,47	3,91	2,50	2,78	2,25	2,61
Tu	1,13	3,87	1,48	2,18	2,68	6,00	3,84
Rh	0,76	4,52	2,19	1,35	1,35	2,60	1,32
Po	1,87	1,58	1,51	1,80	2,68	2,57	1,90

Espèce	DM	pp	pM	Int	SM	CM 1.	CM m
Sm	9,93	6,62	6,34	7,31	6,07	8,00	8,55
Sa	4,66	8,18	4,77	3,41	4,87	3,75	5,45
Cr	5,60	9,52	4,71	1,90	6,05	6,05	5,04
Co	7,46	9,44	5,77	1,41	3,24	3,10	6,34
Ta	5,09	7,00	3,31	3,02	2,08	4,39	3,02
Se	6,62	5,88	-	-	1,23	1,69	2,18
Te	2,46	2,22	-	-	1,90	3,06	1,41
Er	1,68	4,11	1,57	0,95	1,12	1,51	1,48
Ne	7,43	4,17	-	-	3,04	5,07	4,84
Ct	3,63	4,54	-	3,17	1,27	2,54	2,64
Cc	3,50	4,81	2,38	1,62	2,07	3,27	3,08
Gm	4,82	3,81	2,35	1,01	2,35	4,59	1,57
El	5,63	5,49	3,20	2,82	2,43	2,64	3,06
Gg	3,91	5,99	3,77	2,15	2,32	2,50	1,80
Tu	4,12	6,44	3,87	1,76	0,70	2,68	1,69
Rh	1,84	2,99	1,80	0,87	1,63	1,35	3,13
Po	2,36	3,59	1,51	2,04	1,27	2,71	1,65

Densités en milliers de cellules par mm².

BIBLIOGRAPHIE

- ADEY, W. R., et MEYER, M., 1952. — Hippocampal and hypothalamic connections of the temporal lobe in the monkey. *Brain*, 75, 358-384.
- ADEY, W. R., DUNLOP, C. W., et SUNDERLAND, S., 1958. — A survey of rhinencephalic interconnections with the brain stem. *J. Comp. Neurol.*, 110, 173-203.
- AKERT, K., 1959. — Physiology and pathophysiology of the hypothalamus. In : SCHALTENBRAND und BAILEY, Stuttgart, G. Thieme, 152-229.
- ALBE-FESSARD, D., et ROUGEUL, A., 1956. — Relais d'afférences somesthésiques aboutissant à certaines régions localisées du cortex associatif du chat. *J. Physiol.*, 48, 370-376.
- ALBE-FESSARD, D., et ROUGEUL, A., 1958. — Activités d'origine somesthésique évoquées sur le cortex non-spécifique du chat anesthésié au chloralose et rôle du centre médian du thalamus. *E. E. G. Clin. Neurophysiol.*, 10, 131-152.
- ALBE-FESSARD, D., et MASSION, J., 1959. — Rôle de relais du Nucleus centralis medialis du thalamus pour les afférences hétérosensorielles du noyau caudé. *C. R. Soc. Biol.*, 153, 978.
- ALBE-FESSARD, D., ROCHA-MIRANDA, C., et OSWALDO-CRUZ, E., 1959. — Activités d'origine somesthésique évoquées au niveau du cortex non-spécifique et du centre médian du thalamus chez le singe anesthésié au chloralose. *E. E. G. Clin. Neurophysiol.*, 11, 777-787.
- ALBE-FESSARD, D., et MALLART, A., 1960. — Existence de réponses d'origine visuelle et auditive dans le centre médian du thalamus du chat anesthésié au chloralose. *C. R. Acad. Sci.*, 251, 1040-1042.
- ALBE-FESSARD, D., et FESSARD, A., 1962. — Thalamic integrations and their consequences at the telencephalic level. *Intern. Colloq. Pisa*, 18-22 sept. 1961 (sous presse).
- ALLISON, A. C., et WARWICK, R. T., 1949. — Quantitative observations on the olfactory system of the rabbit. *Brain*, 72, 186-197.
- ANDERSON, F. D., et BERRY, C. M., 1959. — Degeneration studies of long ascending fiber systems in the cat brain stem. *J. Comp. Neurol.*, 111, 195-230.
- ANDERSSON, B., et JEWELL, P. A., 1957. — Stimulation and ablation of the taste pathway within the thalamus of the goat. *J. Physiol.*, 1937, 22 P-23 P.
- ANDO, S., 1937. — Zur Zytoarchitektonik des Thalamus beim Kaninchen. *Okajima Folia Anat. Jap.*, 15, 351-410.

- ANTHONY, J., 1951. — Existe-t-il un moyen anatomique satisfaisant d'exprimer le degré d'organisation cérébrale des Mammifères ? I : Les principales méthodes employées jusqu'à présent. II : Discussion. *Mammalia*, 15, 53-68 et 124-137.
- APPAJEE, Y., 1942. — On the anterior commissure of the forebrain in the hedgehog (*Erinaceus europaeus*). *Half Year J. Mysore Univ.*, 3 B, 1, 1-7.
- ARAI, H., 1949. — Über die Thalamuskerne des Rindes. *Zschr. mikr-anat. Forsch.*, 49, 465-490.
- ARIENS-KAPPERS, C. U., HUBER, G. C., et CROSBY, E. C., 1936. — The comparative anatomy of the nervous system of Vertebrates including Man. New-York, McMillan.
- ARIENS-KAPPERS, C. U., 1942. — The mammalian homologues of the dorsal thalamic nuclei of Reptiles. *Proc. Ned. Akad. Wetensch. Amsterdam*, 45, 309-316.
- ARNBACK-CHRISTIE-LINDE, A., 1900. — Zur Anatomie des Gehirns niederer Säugetiere. *Anat. Anz.*, 18, 8-16.
- ARONSON, L. R., et PAPEZ, J. W., 1934. — Thalamic nuclei of *Pithecus* (*Macacus*) *rhesus*. II. Dorsal thalamus. *Arch. Neurol. Psychiat.*, 32, 27-44.
- ATLAS, D., et INGRAM, W. R., 1937. — Topography of the brain stem of the Rhesus monkey with special reference to the diencephalon. *J. Comp. Neurol.*, 66, 263-289.
- ATLAS, D., et INGRAM, W. R., 1937. — A note on the topography of the pretectal area of the monkey. *J. Comp. Neurol.*, 66, 291-299.
- AUER, J., 1956. — Terminal degeneration in the diencephalon after ablation of frontal cortex in the cat. *J. Anat.*, 90, 30-41.
- AZZALI, G., 1954. — Aspetti morfologici dell'apparato neurosecretorio diencefalico-ipofisario della talpa (*Talpa europaea*) e dello Scoiattolo (*Sciurus vulgaris*). *Boll. Soc. Ital. Biol. Sper.*, 30, 1013-1015.
- AZZALI, G., 1955. — Aspetti istiofisiologici dell'apparato neurosecretorio diencefalico nel riccio (*Erinaceus europaeus*) in condizioni normali e sperimentali. *Zschr. Zellforsch. mikr. Anat.*, 41, 391-406.
- BACHMANN, R., 1950. — Zwischenhirnstudien. VIII : Zur Karyoarchitektonik des Zwischenhirns der weissen Maus. *Dtsch Zschr. Nervenhk.*, 163, 529-537.
- BAIRATI, A., et CONTU, P., 1950. — Ricerche sulla glioarchitettonica dei Vertebrati. III : Roditori e Insettivori. *Monit. Zool. Ital.*, 58, Suppl., 56-58.
- BARASA, A., 1960. — Forma, grandezza e densità dei neuroni della corteccia cerebrale in mammiferi di grandezza corporea differente. *Zschr. Zellforsch.*, 53, 69-89.
- BARRIS, R. W., INGRAM, W. R., et RANSON, S. W., 1935. — Optic connections of the diencephalon and midbrain of the cat. *J. Comp. Neurol.*, 62, 117-153.

- BARRY, J., 1956. — Recherches sur la neurosécrétion diencéphalique chez *Talpa europaea*. *Bull. Soc. Sci. Nancy*, 15, 49-58.
- BAUCHOT, R., et STEPHAN, H., 1959. — Le cerveau de *Setifer setosus* Schreber (Insectivora Tenrecidae). *Mém. Inst. Sci. Madagascar*, A, 13, 139-148.
- BAUCHOT, R., 1959. — Etude des structures cytoarchitectoniques du diencéphale de *Talpa europaea* (Insectivora, Talpidae). *Acta Anat.*, 39, 90-140.
- BAUCHOT, R., 1961. — Le volume hypophysaire chez les Insectivores. *Mammalia*, 25, 162-183.
- BAUCHOT, R., et STEPHAN, H., 1961. — Etude quantitative de quelques structures commissurales du cerveau des Insectivores. *Mammalia*, 25, 314-341.
- BECKER, H., 1955. — Hypophyse und Hypothalamus bei der weissen Maus. *Dtsch Zschr. Nervenheilk.*, 173, 123-160.
- BEDDARD, F. E., 1901. — Some notes upon the brain and other structures of *Centetes*. *Novitates Zool.*, 8, 89-92.
- BENJAMIN, R. M., et AKERT, K., 1959. — Cortical and thalamic areas involved in taste discrimination in the albino rat. *J. Comp. Neurol.*, 111, 231-260.
- BERRY, C. M., KARL, R. C., et HINSEY, J. C., 1950. — Course of spinothalamic and medial lemniscus pathways in cat and rhesus monkey. *J. Neurophysiol.*, 13, 149-156.
- BIELAK, T., et PUCEK, Z., 1960. — Seasonal changes in the brain weight of the common shrew (*Sorex araneus araneus* L. 1758). *Acta thetiol.*, 3, 297-300.
- BISCHOFF, E., 1900. — Beitrag zur Anatomie des Igelgehirnes. *Anat. Anz.*, 18, 348-358.
- BODIAN, D., 1939. — Studies on the diencephalon of the Virginia opossum. I. The nuclear pattern in the adult. *J. Comp. Neurol.*, 71, 259-323.
- BODIAN, D., 1940. — Studies on the diencephalon of the Virginia opossum. II. The fiber connections in normal and experimental material. *J. Comp. Neurol.*, 72, 207-297.
- BODIAN, D., 1942. — Studies on the diencephalon of the Virginia opossum. III. The thalamocortical projections. *J. Comp. Neurol.*, 77, 525-575.
- BODIAN, D., et MAREN, T. H., 1951. — The effect of neuro- and adenohypophysectomy on retrograde degeneration in hypothalamic nuclei of the rat. *J. Comp. Neurol.*, 94, 485-512.
- BONIN, G. von, 1939. — Studies of the size of the cells in the cerebral cortex. III. The striate area of man, orang and Cebus. *J. Comp. Neurol.*, 70, 395-412.
- BONIN, G. von, et GREEN, J. R., 1949. — Connections between orbital cortex and diencephalon in the macaque. *J. Comp. Neurol.*, 90, 243-254.

- BONIN, G. von, et SHARIFF, G. A., 1951. — Extrapyramidal nuclei among Mammals. A quantitative study. *J. Comp. Neurol.*, 94, 427-438.
- BOWSER, D., 1957. — Termination of the central pain pathway in man : the conscious appreciation of pain. *Brain*, 80, 606-621.
- BOWSER, D., 1958. — Projection of the gracile and cuneate nuclei in *Macaca mulatta* : an experimental degeneration study. *J. Comp. Neurol.*, 110, 135-156.
- BRETTSCHNEIDER, H., 1955. — Hypothalamus und Hypophyse des Pferdes. *Morph. Jb.*, 96, 265-384.
- BROCKHAUS, H., 1942. — Beitrag zur normalen Anatomie des Hypothalamus und der Zona incerta beim Menschen. *J. Psychol. Neurol.*, 51, 96-196.
- BRODAL, A., 1947. — The hippocampus and the sense of smell. A review. *Brain*, 70, 179-222.
- BUCHER, V. M., et NAUTA, W. J. H., 1954. — A note on the pretectal cell groups in the rat's brain. *J. Comp. Neurol.*, 100, 287-296.
- BURGI, S., et BUCHER, V. M., 1960. — Markhaltige Faserverbindungen im Hirnstamm der Katze. Berlin, Springer.
- CAMPBELL, B., et RYZEN, M., 1953. — The nuclear anatomy of the diencephalon of *Sorex cinereus*. *J. Comp. Neurol.*, 99, 1-22.
- CANTUEL, P., 1943. — Poids moyen de quelques micromammifères de la faune française. *Mammalia*, 4, 113-117.
- CARLSSON, A., 1910. — Die Macroselididae und ihre Beziehungen zu den übrigen Insektivoren. *Zool. Jb. Abt. Systematik*, 28, 349-400.
- CARLSSON, A., 1922. — Über die Tupaiidae und ihre Beziehungen zu den Insectivora und den Prosimiae. *Acta zool.*, 3, 227-270.
- CEI, G., 1946. — Morfologia degli organi della vista negli insettivori. I : Centetidi e Potamogalidi. II : Sorecidi e Talpidi. *Arch. Ital. Anat. Embriol.*, 52, 1-42.
- CHACKO, L. W., 1954. — The lateral geniculate body in Lemuroidea. *J. Anat. Soc. India*, 3, 24-35.
- CHANG, H. T., et RUCH, T. C., 1947. — Topographical distribution of spinothalamic fibres in the thalamus of the spider monkey. *J. Anat.*, 81, 150-164.
- CHOW, K. L., BLUM, J. S., et BLUM, R. A., 1950. — Cell ratios in the thalamocortical visual system of *Macaca mulatta*. — *J. Comp. Neurol.*, 92, 227-240.
- CHOW, K. L., 1951. — Numerical estimates of the auditory central nervous system of the rhesus monkey. *J. Comp. Neurol.*, 95, 159-175.
- CHOW, K. L., 1952. — Regional degeneration of the thalamic reticular nucleus following cortical ablations in monkeys. *J. Comp. Neurol.*, 97, 37-59.
- CHOW, K. L., et PRIBRAM, K. H., 1956. — Cortical projection of the thalamic ventrolateral nuclear group in monkeys. *J. Comp. Neurol.*, 104, 57-76.

- CHRIST, J., 1951. — Zur Anatomie des Tuber cinereum beim erwachsenen Menschen. *Dtsch Zschr. Nervenhk.*, 165, 340-408.
- CHU, H. N., 1932. — The cell masses of the diencephalon of the opossum, *Didelphis virginiana*. *Monogr. Nat. Res. Inst. Psychol. Acad. Sinica*, 2.
- CHU, H. N., 1932. — The fiber connections of the diencephalon of the opossum, *Didelphis virginiana*. *Monogr. Nat. Res. Inst. Psychol. Acad. Sinica*, 3.
- COMBS, C. M., 1949. — Fiber and cell degeneration in the albino rat brain after hemidecortication. *J. Comp. Neurol.*, 90, 373-401.
- COMBS, C. M., 1951. — The distribution and temporal course of fiber degeneration after experimental lesions in the rat brain. *J. Comp. Neurol.*, 94, 123-175.
- COMBS, C. M., 1959. — Course of fibers of brachium conjunctivum revealed by evoked potential method. *Exper. Neurol.*, 1, 13-27.
- COUPIN, F., 1927. — L'origine des Primates. *Rev. Sci.*, 1-8.
- COWAN, W. M., et POWELL, T. P. S., 1954. — An experimental study of the relation between the medial mamillary nucleus and the cingulate cortex. *Proc. Roy. Soc., B*, 143, 114-125.
- CROUCH, R. L., 1934. — The nuclear configuration of the hypothalamus and the subthalamus of *Macacus rhesus*. *J. Comp. Neurol.*, 59, 431-449.
- CROUCH, R. L., 1934. — The nuclear configuration of the thalamus of *Macacus rhesus*. *J. Comp. Neurol.*, 59, 451-485.
- CROUCH, R. L., et THOMPSON, J. K., 1938. — The efferent fibers of the thalamus of *Macacus rhesus*. I : Lateral and ventral nuclei. *J. Comp. Neurol.*, 69, 255-271.
- CROUCH, R. L., et THOMPSON, J. K., 1938. — Termination of the brachium conjunctivum in the thalamus of the macaque monkey. *J. Comp. Neurol.*, 69, 449-452.
- CROUCH, R. L., 1940. — The efferent fibers of the thalamus of *Macacus rhesus*. II : The anterior nuclei, medial nuclei, pulvinar, and additional studies on the ventral nuclei. *J. Comp. Neurol.*, 72, 177-186.
- DANKMEIJER, J., et NAUTA, W. J. H., 1945. — Studies on the hypothalamic region of the diencephalon. II : The magnocellular hypothalamic nuclei of the guinea pig. *Acta neerl. morphol.*, 5, 363-377.
- DEKABAN, A., 1953. — Human thalamus. An anatomical, developmental and pathological study. I : Division of the human thalamus into nuclei by use of the cyto-myelo-architectonic method. *J. Comp. Neurol.*, 99, 639-683.
- DELLMANN, H. D., 1959. — Beitrag zur Kenntnis des Hypothalamus-Hypophysen-Systems beim Rind. *Anat. Anz.*, 106, 202-253.
- DIEPEN, R., 1941. — The hypothalamic nuclei and their ontogenetic development in Ungulates. *Diss. Amsterdam*.

- DIEPEN, R., JANSSEN, P., ENGELHARDT, F., et SPATZ, H., 1956. — Recherches sur le cerveau de l'éléphant d'Afrique (*Loxodonta africana* Blum). II : Données sur l'hypothalamus. *Acta Neurol. Psychiat. Belg.*, 11, 759-788.
- DIEPEN, R., 1962. — Hypothalamus. In : VON MOLLENDORFF's Hdb. mikr. Anat. Menschen, Vol. IV/7 (*en préparation*).
- DRASEKE, J., 1901. — *Centetes ecaudatus*. Ein Beitrag zur vergleichenden makroskopischen Anatomie des Centralnervensystems der Wirbeltiere, mit besonderer Berücksichtigung der Insektivoren. *Monatsschr. Psychiat. Neurol.*, 10, 413-431.
- DRASEKE, J., 1930. — Zur makroskopischen Hirnanatomie der Chrysoclorida. *Festschr. 50. Jahr. Bestehen Akad. Wissensch.*, Iena.
- DROOGLEEVER-FORTUYN, J., 1950. — On the configuration and the connections of the medioventral area and the midline-cells in the thalamus of the rabbit. *Folia Psychiat. Neurol. Neurochir. Neerl.*, 53, 213-254.
- DROOGLEEVER-FORTUYN, J., et STEFENS, R., 1951. — On the anatomical relations of the intralaminar and midline cells of the thalamus. *E. E. G. Clin. Neurophysiol.*, 3, 393-400.
- DUBOIS, E., 1897. — Über die Abhängigkeit des Hirngewichts von der Körpergrösse bei den Säugetieren. *Arch. Anthropol.*, 25, 1-28.
- ECONOMO, C. von, 1930. — Nochmals zur Frage der arealen Grenzen in der Hirnrinde. *Zschr. ges. Neurol. Psychiat.*, 124, 309-316.
- EIDELBERG, E., et SALDIAS, C. A., 1960. — A stereotaxic atlas for Cebus monkeys. *J. Comp. Neurol.*, 115, 103-123.
- ELLIOT-SMITH, G., 1902. — Notes on the brain of *Macroscelides* and other Insectivora. *J. Linn. Soc. London*, 28, 443-448.
- FEREMUTSCH, K., 1948. — Der Hypothalamus der Anthropomorphen. *Monatsschr. Psychiat. Neurol.*, 115, 194-222.
- FEREMUTSCH, K., 1952. — Die Methode der cytoarchitektonischen Aussonderung von Nervenzellarealen im Gehirn. In : Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und normalen Anatomie des Gehirns, Basel, Karger, 74-136.
- FEREMUTSCH, K., 1953. — Der Hypothalamus der Menschenaffen. *Zschr. Morphol. Anthropol.*, 45, 195-206.
- FEREMUTSCH, K., 1957. — Der Hypothalamus der Prosimier. *Mitt. Naturforsch. Gesellsch. Bern*, 14, 65-79.
- FEREMUTSCH, K., et SIMMA, K., 1958. — Strukturanalysen des menschlichen Thalamus. V : Epithalamus und Regio subthalamica. *Psychiat. Neurol.*, 135, 94-106.
- FEREMUTSCH, K., et SIMMA, K., 1959. — Strukturanalysen des menschlichen Thalamus. VI : Die morphologischen Elemente der thalamocortikalen Systeme. *Psychiat. Neurol.*, 137, 103-127.
- FISCHEL, W., 1943. — Gehirn, Psyche und Körpergrösse bei Säugetieren. *Zool. Anz.*, 141, 163-170.

- FOX, C. A., et SCHMITZ, J. T., 1944. — The substantia nigra and the entopeduncular nucleus in the cat. *J. Comp. Neurol.*, 80, 323-334.
- FOX, C. A., 1949. — Amygdalo-thalamic connections in *Macaca mulatta*. *Anat. Rec.*, 103, 537-538.
- FRANKL-HOCHWART, L., 1902. — Zur Kenntniss der Anatomie des Gehirns der Blindmaus (*Spalax typhlus*). *Arb. neurol. Inst. Wien Univ.*, 8, 190-220.
- FRIANT, M., 1947. — Le cerveau du Centetes, Insectivore malgache. *C. R. Ass. Anat. Paris*, 34, 196-200.
- FRIEDEMANN, M., 1912. — Die Cytoarchitektonik des Zwischenhirns der Cercopitheken mit besonderer Berücksichtigung des Thalamus opticus. *J. Psychol. Neurol.*, 18, 309-378.
- GANSER, S., 1882. — Vergleichend-anatomische Studien über das Gehirn des Maulwurfs. *Morphol. Jb.*, 7, 591-725.
- GASTAUT, H., et LAMMERS, H. J., 1961. — Anatomie du rhinencéphale. In : Les grandes activités du rhinencéphale. Paris, Masson.
- GEREBTZOFF, M. A., 1940. — Les voies centrales de la sensibilité et du goût et leurs terminaisons thalamiques. *La Cellule*, 48, 91-146.
- GEREBTZOFF, M. A., 1940. — Recherches sur l'écorce cérébrale et le thalamus du cobaye. I : Etude architectonique. *La Cellule*, 48, 337-352.
- GEREBTZOFF, M. A., 1940. — Les connexions thalamostriées. Le noyau parafasciculaire et le centre médian. *J. belge Neurol. Psychiat.*, 40, 407-416.
- GEREBTZOFF, M. A., et WAUTERS, A., 1941, — Recherches sur l'écorce cérébrale et le thalamus du cobaye. II : Systématisation cortico-thalamique et voies efférentes de l'écorce cérébrale. *La Cellule*, 49, 7-70.
- GEREBTZOFF, M. A., 1941. — Recherches oscillographiques et anatomo-physiologiques sur les centres cortical et thalamique du goût. *Arch. Intern. Physiol.*, 51, 199-210.
- GEREBTZOFF, M. A., 1941. — Note anatomo-expérimentale sur le fornix, la corne d'Ammon, et leurs relations avec diverses structures encéphaliques, notamment l'épiphyse. *J. belge Neurol. Psychiat.*, 41, 199-206.
- GLEES, P., 1945. — The interrelation of the strio-pallidum and the thalamus in the macaque monkey. *Brain*, 68, 331-346.
- GLORIEUX, P., 1929. — Anatomie et connexions thalamiques chez le chien. *J. Neurol. Psychiat.*, 29, 525-554.
- GOLDBY, F., 1941. — The normal histology of the thalamus in the phalanger, *Trichosurus vulpecula*. *J. Anat.*, 75, 197-224.
- GOLDBY, F., 1943. — An experimental study of the thalamus in the phalanger, *Trichosurus vulpecula*. *J. Anat.*, 77, 195-224.
- GOMEZ-BOSQUE, P., BENITO-ARRANZ, S., et SANTAMARIA-ARNAIZ, P., 1959. — Anatomie de l'hypothalamus du cobaye. *Acta anat.*, 36, 120-144.

- GRONBERG, G., 1902. — Die Ontogenie eines niederen Säugergehirns nach Untersuchungen an *Erinaceus europaeus*. *Zool. Jb. Abt. Anat. Ontog. Thiere*, 15, 261-384.
- GROOT, J. de, 1959. — The rat hypothalamus in stereotaxic coordinates. *J. Comp. Neurol.*, 113, 389-400.
- GRUNTHAL, E., 1929. — Der Zellaufbau des Hypothalamus beim Hunde. *Zschr. ges. Neurol. Psychiat.*, 120, 157-177.
- GRUNTHAL, E., 1930. — Vergleichend anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Zentren des Hypothalamus des Säuger und des Menschen. *Arch. Psychiat. Nervenkr.*, 90, 216-267.
- GRUNTHAL, E., 1931. — Der Zellaufbau im Hypothalamus des Kaninchens und des *Macacus rhesus* nebst einigen allgemeinen Bemerkungen über dieses Organ. *J. Psychol. Neurol.*, 42, 425-464.
- GRUNTHAL, E., 1934. — Der Zellbau im Thalamus der Säuger und des Menschen. *J. Psychol. Neurol.*, 46, 41-112.
- GUILLERY, R. W., 1956. — Degeneration in the post-commissural fornix and the mamillary peduncle of the rat. *J. Anat.*, 90, 350-370.
- GUILLERY, R. W., 1957. — Degeneration of the hypothalamic connexions of the albino rat. *J. Anat.*, 91, 91-114.
- GUILLERY, R. W., 1959. — Afferent fibres to the dorso-medial thalamic nucleus in the cat. *J. Anat.*, 93, 403-419.
- GURDJIAN, E. S., 1925. — Olfactory connections in the albino rat, with special reference to the stria medullaris and the anterior commissure. *J. Comp. Neurol.*, 38, 127-163.
- GURDJIAN, E. S., 1927. — The diencephalon of the albino rat. *J. Comp. Neurol.*, 43, 1-114.
- HARMAN, P. J., et CARPENTER, M. B., 1950. — Volumetric comparisons of the basal ganglia of various primates including man. *J. Comp. Neurol.*, 93, 125-137.
- HASSLER, R., 1955. — Functional anatomy of the thalamus. *Congr. Latinoamer. Neurocir. VI Montevideo*, 754-787.
- HASSLER, R., 1959. — Anatomie des Thalamus. In : SCHALTENBRAND und BAILEY, Stuttgart, G. Thieme, 230-290.
- HATSCHEK, R., et SCHLESINGER, H., 1902. — Der Hirnstamm des Delphins (*Delphinus delphis*). *Arch. neurol. Inst. Wien Univ.*, 9, 1-117.
- HEIM DE BALSAC, H., et BOURLIÈRE, F., 1955. — Ordre des Insectivores, systématique. In : *Traité de Zoologie*, Tome XVII, fasc. 2 (GRASSÉ), 1653-1697.
- HEINER, J. R., 1960. — A reconstruction of the diencephalic nuclei of the chimpanzee. *J. Comp. Neurol.*, 114, 217-238.
- HESS, A., 1955. — The nuclear topography and architectonics of the thalamus of the guinea pig. *J. Comp. Neurol.*, 103, 385-420.
- HESS, W. R., 1949. — Das Zwischenhirn als Organisator vegetativer Funktionen. *Nervenarzt*, 20, 533-536.

- HIDDEMA, F., et DROOGLEEVER-FORTUYN, J., 1960. — The projection of the intermediary nuclear system of the thalamus and of the parataenial and the paraventricular nucleus in the rat. *Psychiat. Neurol. Neurochir.*, 63, 8-16.
- HOLLANDER, F. d', et GHISOLAND, S., 1927. — Les voies corticothalamiques chez quelques petits mammifères. *J. Neurol. Psychiat.*, 27, 497-510.
- HOLMES, R. L., 1953. — Nuclear studies on the thalamus of the mouse. *J. Comp. Neurol.*, 99, 377-414.
- HORNET, T., 1933. — Vergleichend anatomische Untersuchungen über das Corpus geniculatum mediale. *Arb. neurol. Inst. Wien Univ.*, 35, 76-92.
- HOWE, H. A., 1933. — The basal diencephalon of the armadillo. *J. Comp. Neurol.*, 58, 311-375.
- HUGELIN, A., BONVALLET, M., DAVID, R., et DELL, P., 1952. — Topographie des projections centrales du système olfactif. *Rev. Neurol.*, 87, 459-463.
- HUXLEY, J. S., et TEISSIER, G., 1936. — Terminologie et notation dans la description de la croissance relative. *C. R. Soc. Biol.*, 121, 934-936.
- INGRAM, W. R., HANNETT, F. I., et RANSON, S. W., 1932. — The topography of the nuclei of the diencephalon of the cat. *J. Comp. Neurol.*, 55, 333-394.
- INGRAM, W. R., 1940. — Nuclear organization and chief connections of the primate hypothalamus. In : The hypothalamus and central levels of autonomic function, Baltimore, Williams and Wilkins, 195-244.
- INGVAR, S., 1923. — On thalamic evolution. *Acta Med. Skand.*, 59, 696-709.
- ISO, M., 1941. — Über die Thalamuskern der Fledermaus. *Morphol. Jb.*, 86, 343-381.
- JESSUP, J. S., et SHANKLIN, W. M., 1940. — The hypothalamus of the coney, *Hyrax syriaca*. *J. Comp. Neurol.*, 72, 329-356.
- JIMENEZ-CASTELLANOS, J., 1949. — Thalamus of the cat in Horsley-Clarke coordinates. *J. Comp. Neurol.*, 91, 307-330.
- JOHNSON, T. N., 1961. — Fiber connections between the dorsal thalamus and corpus striatum in the cat. *Exper. Neurol.*, 3, 556-569.
- KANAGASUNTERAM, R., et MAHRAN, Z. Y., 1960. — Observations on the nervous system of the lesser bush baby (*Galago senegalensis senegalensis*). *J. Anat.*, 94, 512-527.
- KELLER, A. D., 1938. — Separation in the brain stem of the mechanisms of heat loss from those of heat production. *J. Neurophysiol.*, 1, 543-557.
- KOEPPEN, M., 1915. — Über das Gehirn eines Blindtieres, *Chrysochloris*. *Mschr. Psychiat. Neurol.*, 38, 201-216.
- KOIKEGAMI, H., 1938. — Beiträge zur Kenntnis der Kerne des Hypothalamus bei Säugetieren. *Arch. Psychiat. Nervenkr.*, 107, 742-774.

- KOIKEGAMI, H., 1938. — Die Kerne und Verbindungsbahnen des Corpus mamillare der Säugetiere. *Zschr. mikr-anat. Forsch.*, 44, 131-162.
- KORNYEY, S., 1928. — Zur vergleichenden Morphologie des lateralen Kniehöckers der Säugetiere. *Arb. neurol. Inst. Wien Univ.*, 30, 93-120.
- KRABBE, K. H., 1919. — Contributions to the knowledge on the pineal body in Mammals. *Biol. Communic. Roy. Dan. Acad. Sci.*, II, 2.
- KRABBE, K. H., 1925. — L'organe sous-commissural du cerveau chez les Mammifères. *Biol. Communic. Roy. Dan. Acad. Sci.*, V, 4.
- KRABBE, K. H., 1929. — Recherches sur l'existence d'un œil pariétal rudimentaire (le corpuscule pariétal) chez les Mammifères. *Biol. Communic. Roy. Dan. Acad. Sci.*, VIII, 3.
- KRABBE, K. H., 1942. — Studies on the morphogenesis of the brain in lower Mammals. Copenhagen, E. Munksgard.
- KRIEG, W. J. S., 1932. — The hypothalamus of the albino rat. *J. Comp. Neurol.*, 55, 19-89.
- KRIEG, W. J. S., 1944. — The medial region of the thalamus of the albino rat. *J. Comp. Neurol.*, 80, 381-415.
- KRIEG, W. J. S., 1948. — A reconstruction of the diencephalic nuclei of *Macacus rhesus*. *J. Comp. Neurol.*, 88, 1-52.
- KRISZAT, G., 1940. — Untersuchungen zur Sinnesphysiologie, Biologie und Umwelt des Maulwurfs (*Talpa europaea* L.). *Zschr. Morphol. Okol. Tiere*, 36, 446-511.
- KRUGER, L., 1959. — The thalamus of the dolphin (*Tursiops truncatus*) and comparison with other mammals. *J. Comp. Neurol.*, 111, 133-194.
- KUHLENBECK, H., et MILLER, R. N., 1942. — The pretectal region of the rabbit's brain. *J. Comp. Neurol.*, 76, 323-365.
- KUHLENBECK, H., 1948. — The derivatives of the thalamus ventralis in the human brain and their relation to the so-called subthalamus. *Milit. Surg.*, 102, 433-447.
- KUHLENBECK, H., et HAYMAKER, W., 1949. — The derivatives of the hypothalamus in the human brain ; their relation to the extra-pyramidal and autonomic systems. *Milit. Surg.*, 105, 26-52.
- KUHLENBECK, H., et MILLER, R. N., 1949. — The pretectal region of the human brain. *J. Comp. Neurol.*, 91, 369-408.
- KUHLENBECK, H., 1951. — The derivatives of thalamus dorsalis and epithalamus in the human brain : their relation to cortical and other centers. *Milit. Surg.*, 108, 205-256.
- LAMOTTE, M., 1957. — Initiation aux méthodes statistiques en biologie. Paris, Masson.
- LAPICQUE, L., 1943. — Essais de lois fondamentales pour les grandeurs nerveuses en fonction du poids corporel. *C. R. Acad. Sci.*, 216, 655-657.
- LARUELLE, L., 1934. — Les centres végétatifs du diencéphale médian. *Rev. Neurol.*, 1, 809-844.

- LASHLEY, K. S., 1941. — Thalamocortical connections of the rat's brain. *J. Comp. Neurol.*, 75, 67-121.
- LASHLEY, K. S., et SPERRY, R. W., 1943. — Olfactory discrimination after destruction of the anterior thalamic nuclei. *Am. J. Physiol.*, 139, 446-450.
- LEBLANC, L., 1928. — Recherches sur la systématisation des voies cortico-thalamiques. *La Cellule*, 38, 351-387.
- LECHE, W., 1905. — Ein eigenartiges Säugetierhirn, nebst Bemerkungen über den Hirnbau der Insectivora. *Anat. Anz.*, 26, 577-589.
- LE GROS CLARK, W. E., 1924. — On the brain of the Tree-Shrew (*Tupaia minor*). *Proc. Zool. Soc. London*, 1053-1074.
- LE GROS CLARK, W. E., 1928. — On the brain of the Macroscelididae (*Macroscelides* and *Elephantulus*). *J. Anat.*, 62, 245-275.
- LE GROS CLARK, W. E., 1929. — The thalamus of *Tupaia minor*. *J. Anat.*, 63, 177-206.
- LE GROS CLARK, W. E., 1929. — Studies on the optic thalamus of the Insectivora. The anterior nuclei. *Brain*, 52, 334-358.
- LE GROS CLARK, W. E., 1930. — The thalamus of *Tarsius*. *J. Anat.*, 64, 371-414.
- LE GROS CLARK, W. E., 1932. — The structure and connections of the thalamus. *Brain*, 55, 406-470.
- LE GROS CLARK, W. E., 1932. — An experimental study of thalamic connections in the Rat. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, B, 222, 1-28.
- LE GROS CLARK, W. E., 1932. — A morphological study of the lateral geniculate body. *Brit. J. Ophth.*, 16, 264-284.
- LE GROS CLARK, W. E., 1932. — The brain of the Insectivora. *Proc. Zool. Soc. London*, 975-1013.
- LE GROS CLARK, W. E., et BOGGON, R. H., 1933. — On the connections of the medial cell groups of the thalamus. *Brain*, 56, 83-98.
- LE GROS CLARK, W. E., et BOGGON, R. H., 1933. — On the connections of the anterior nucleus of the thalamus. *J. Anat.*, 67, 215-226.
- LE GROS CLARK, W. E., 1933. — The medial geniculate body and the nucleus isthmi. *J. Anat.*, 67, 536-548.
- LE GROS CLARK, W. E., 1936. — The topography and homologies of the hypothalamic nuclei in man. *J. Anat.*, 70, 203-214.
- LE GROS CLARK, W. E., 1936. — Functional localization in the thalamus and hypothalamus. *J. Ment. Sci.*, 82, 99-118.
- LE GROS CLARK, W. E., 1937. — The termination of ascending tracts in the thalamus of the macaque monkey. *J. Anat.*, 71, 7-40.
- LE GROS CLARK, W. E., 1938. — Morphological aspects of the hypothalamus. In : The hypothalamus. Edinburg, Oliver and Boyd, 1-68.
- LE GROS CLARK, W. E., et MEYER, M., 1950. — Anatomical relationships between the cerebral cortex and the hypothalamus. *Brit. Med. Bull.*, 6, 341-345.

- LE GROS CLARK, W. E., et POWELL, T. P. S., 1953. — On the thalamo-cortical connexions of the general sensory cortex of Macaca. *Proc. Roy. Soc.*, 141, B, 467-487.
- LE MAGNEN, J., 1961. — Les fonctions proprement olfactives du rhinencéphale. In : Les grandes activités du rhinencéphale. Paris, Masson, 67-94.
- LINDEMANN, W., 1951. — Zur Psychologie des Igels. *Zschr. Tierpsychol.*, 8, 224-251.
- LIVINI, F., 1907. — Das Vorderhirn und Zwischenhirn eines Marsupialiers, *Hypsiprimum rufescens*. *Anat. Anz.*, 31, 1-11.
- LUNDBERG, P. O., 1960. — Cortico-hypothalamic connexions in the rabbit. *Acta physiol. scand.*, 49, Suppl., 171.
- MACCHI, G., et ARDUINI, A., 1958. — Organizzazione anatomo-funzionale dei rapporti talamo-corticali. I : Organizzazione morfologica delle connessioni talamo-corticali. *Atti Soc. Ital. Anat.*, 18, Conv. Soc., 25-124.
- McLARDY, T., 1948. — Projection of the centromedian nucleus of the human thalamus. *Brain*, 71, 290-303.
- McLEAN, P. D., 1958. — The limbic system with respect to self-preservation and the preservation of the species. *J. nerv. ment. Dis.*, 127, 1-11.
- MALONE, E. F., 1910. — Über die Kerne des menschlichen Diencephalon. *Abh. kön. preuss. Akad. Wissensch. Phys-Math.*, 1, 1-32.
- MALTHANER, H., 1953. — Der Komparabilwert des Gehirns und die Methoden zur Bestimmung der Ranghöhe von Wirbeltieren. *Säugetierk. Mitt.*, 1, 5-8.
- MANN, G., 1905. — On the thalamus. *Brit. Med. J.*, 1, 289-294.
- MARBURG, O., 1944. — The structure and fiber connections of the human habenula. *J. Comp. Neurol.*, 80, 211-233.
- MATSUSHITA, T., 1959. — The pupilloconstrictor and pupillodilator response area in the pretectal region, mesencephalic central gray matter and its periphery in cats. *Folia Psychiat. Neurol. Jap.*, 13, 262-300.
- MAYEDA, Y., 1941. — Zur vergleichenden Cytoarchitektonik des Thalamus des Affen, *Macacus rhesus*. *Zschr. mikr-anat. Forsch.*, 49, 549-588.
- MEHLER, W. R., FEFERMAN, M. E., et NAUTA, W. J. H., 1960. — Ascending axon degeneration following anterolateral chordotomy. An experimental study in the monkey. *Brain*, 83, 718-750.
- METTLER, F. A., 1947. — Extracortical connections of the primate frontal cerebral cortex. I : Thalamocortical connections. *J. Comp. Neurol.*, 86, 95-117.
- MEYER, W. C., 1935. — Phylogenetische Ableitung des N. supraopticus vom N. paraventricularis. *Dtsch Zschr. Nervenhk.*, 138, 65-74.

- MORGAN, L. O., 1930. — Cell groups in the tuber cinereum of the dog, with a discussion of their function. *J. Comp. Neurol.*, 51, 271-297.
- MOSINGER, M., 1950. — Anatomie de l'hypothalamus et du sous-thalamus élargi. *Arch. Suiss. Neurol. Psychiat.*, 65, 135-186.
- NAUTA, W. J. H., 1956. — An experimental study of the fornix in the rat. *J. Comp. Neurol.*, 104, 247-272.
- NAUTA, W. J. H., et KUYPERS, H. G., 1958. — Some ascending pathways in the brain stem reticular formation. *In* : Reticular formation of the brain. Boston, Little, Brown C°, 3-30.
- NEIDING, M., 1911. — Über die Kerne des Diencephalon bei einigen Säugetieren. *Abh. kön. preuss. Akad. Wissensch.*, 2, 1-67.
- NICOLESKO, I., et NICOLESKO, M., 1929. — Quelques données sur les centres végétatifs de la région infundibulotubérienne et de la frontière diencephalotélencéphalique. *Rev. Neurol.*, 2, 289-317.
- NOWAKOWSKI, H., 1951. — Infundibulum und Tuber cinereum der Katze. *Dtsch Zschr. Nervenhk.*, 165, 261-339.
- O'CONNOR, W. J., 1947. — Atrophy of the supraoptic and paraventricular nuclei after interruption of the pituitary stalk in dogs. *Quart. J. Exper. Physiol.*, 34, 29-42.
- OLIVECRONA, H., 1957. — Paraventricular nucleus and pituitary gland. *Acta Physiol. Scand.*, 40, Suppl., 136.
- OLSZEWSKI, J., 1952. — The thalamus of *Macaca mulatta*. Bâle, Karger.
- PAPEZ, J. W., 1932. — The thalamic nuclei of the nine-banded armadillo (*Tatusia novemcincta*). — *J. Comp. Neurol.*, 56, 49-103.
- PAPEZ, J. W., et ARONSON, L. R., 1934. — Thalamic nuclei of *Pithecus* (*Macacus*) *rhesus*. I : Ventral thalamus. *Arch. Neurol. Psychiat.*, 32, 1-26.
- PAPEZ, J. W., 1937. — A proposed mechanism of emotion. *Arch. Neurol. Psychiat.*, 38, 725-743.
- PEELE, T. L., 1954. — The neuroanatomical basis for clinical neurology. New-York, McGraw Hill.
- PEYRE, A., 1956. — Ecologie et biogéographie du Desman (*Galemys pyrenaicus* G.) dans les Pyrénées françaises. *Mammalia*, 20, 405-418.
- PINES, J. L., 1927. — Zur Architektonik des Thalamus opticus beim Halbaffen (*Lemur catta*). *J. Psychol. Neurol.*, 33, 31-72.
- POWELL, T. P. S., 1952. — Residual neurons in the human thalamus following hemidecortication. *Brain*, 75, 571-584.
- POWELL, T. P. S., et COWAN, W. M., 1954. — The connexions of the midline and intralaminar nuclei of the thalamus of the rat. *J. Anat.*, 88, 307-319.
- POWELL, T. P. S., et COWAN, W. M., 1955. — An experimental study of the efferent connexions of the hippocampus. *Brain*, 78, 115-132.
- POWELL, T. P. S., GUILLERY, R. W., et COWAN, W. M., 1957. — A quantitative study of the fornix-mamillo-thalamic system. *J. Anat.*, 91, 419-437.

- RAMON Y CAJAL, S., 1909. — Histologie du système nerveux de l'Homme et des Vertébrés. Paris, Maloine.
- RANSON, S. W., et INGRAM, W. R., 1932. — The diencephalic course and termination of the medial lemniscus and the brachium conjunctivum. *J. Comp. Neurol.*, 56, 257-275.
- RATHS, P., 1954. — Die Kerne im Hypothalamusgebiet des Hamsters (*Cricetus cricetus* L.). *Wissensch. Zschr. Univ. Halle-Witt. Math-nat.*, 3, 577-590.
- RIOCH, D. McK., 1929. — Studies on the diencephalon of Carnivora. I. The nuclear configuration of the thalamus, epithalamus, and hypothalamus of the dog and cat. II : Certain nuclear configurations and fiber connections of the subthalamus and midbrain of the dog and cat. *J. Comp. Neurol.*, 49, 1-119 et 121-153.
- RIOCH, D. McK., 1931. — A note on the centre median nucleus of Luys. *J. Anat.*, 65, 324-327.
- RIOCH, D. McK., WISLOCKI, G. B., et O'LEARY, J. L., 1940. — A precis of preoptic, hypothalamic and hypophysial terminology with atlas. *In* : The hypothalamus and central levels of autonomic function. Baltimore, Williams and Wilkins, 3-30.
- ROCHON-DUVIGNEAUD, A., 1928. — L'œil et la vision de la Taupe. *Bull. Soc. Ophth. Paris*, 4, 1-43.
- ROSE, J. E., 1940. — The cell structure of the mamillary body in the mammals and in man. *J. Anat.*, 74, 91-115.
- ROSE, J. E., 1942. — The thalamus of the sheep : cellular and fibrous structure and comparison with pig, rabbit and cat. *J. Comp. Neurol.*, 77, 469-523.
- ROSE, J. E., et WOOLSEY, C. N., 1943. — A study of thalamocortical relations in the rabbit. *Bull. Johns Hopkins Hosp.*, 73, 65-128.
- ROSE, J. E., et WOOLSEY, C. N., 1948. — The orbitofrontal cortex and its connections with the mediodorsal nucleus in rabbit, sheep and cat. *In* : The frontal lobes. Baltimore, Williams and Wilkins, 210-232.
- ROSE, J. E., et WOOLSEY, C. N., 1948. — Structure and relations of limbic cortex and anterior thalamic nuclei in rabbit and cat. *J. Comp. Neurol.*, 89, 279-347.
- ROSE, J. E., et WOOLSEY, C. N., 1949. — The relations of thalamic connections, cellular structure and evocable electrical activity in the auditory region of the cat. *J. Comp. Neurol.*, 91, 441-466.
- ROSE, J. E., 1952. — The cortical connections of the reticular complex of the thalamus. *Res. Publ. Ass. nerv. ment. Dis.*, 30, 454-479.
- ROSE, M., 1935. — Das Zwischenhirn des Kaninchens. *Mém. Acad. Pol. Sci. Lettres Math.-Nat.*, B, 1-138.
- ROUSSY, G., et MOSINGER, M., 1934. — Etude anatomique et physiologique de l'Hypothalamus. *Rev. Neurol.*, 1, 848-888.

- ROUSSY, G., et MOSINGER, M., 1935. — L'hypothalamus chez l'homme et chez le chien. *Rev. Neurol.*, 63, 1-35.
- ROUSSY, G., et MOSINGER, M., 1935. — Le subthalamus et les formations subthalamo-mésencéphaliques. *Rev. Neurol.*, 64, 637-661.
- SABAN, R., 1954. — Phylogénie des Insectivores. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 26, 419-432.
- SACHS, E., 1909. — Eine vergleichende anatomische Studie des Thalamus opticus der Säugetiere. *Arb. neurol. Inst. Wien Univ.*, 17, 280-306.
- SAKAI, S., 1959. — Study on the Nucleus reticularis thalami. *Arch. Histol. Jap.*, 17, 525-567.
- SAWYER, C. H., EVERETT, J. W., et GREEN, J. D., 1954. — The rabbit diencephalon in stereotaxic coordinates. *J. Comp. Neurol.*, 101, 801-824.
- SHEPS, J. G., 1945. — The nuclear configuration and cortical connections of the human thalamus. *J. Comp. Neurol.*, 83, 1-56.
- SHINTANI, Y. K., 1959. — The nuclei of the pretectal region of the mouse brain. *J. Comp. Neurol.*, 113, 43-60.
- SHOLL, D. A., 1959. — A comparative study of the neuronal packing density in the cerebral cortex. *J. Anat.*, 93, 143-158.
- SHOWERS, M. J. C., 1958. — Correlations of medial thalamic nuclear activity with cortical and subcortical neuronal arcs. *J. Comp. Neurol.*, 109, 261-315.
- SIMMA, K., 1957. — Der Thalamus der Menschenaffen. *Psychiat. Neurol.*, 134, 145-175.
- SIMPSON, D. A., 1952. — The efferent fibers of the hippocampus in the monkey. *J. Neurol. Neurosurg. Psychiat.*, 15, 79-92.
- SLOANE, M. W. M., 1951. — The diencephalon of the Mink. I. The nuclear pattern of the dorsal thalamus. *J. Comp. Neurol.*, 95, 463-519.
- SNELL, O., 1892. — Die Abhängigkeit des Hirngewichts von dem Körpergewicht und den geistigen Fähigkeiten. *Arch. Psychiat.*, 23, 436-446.
- SOLNITZKY, O., 1938. — The thalamic nuclei of *Sus scrofa*. — *J. Comp. Neurol.*, 69, 121-169.
- SOLNITZKY, O., 1939. — The hypothalamus and subthalamus of *Sus scrofa*. *J. Comp. Neurol.*, 70, 191-229.
- SPATZ, H., 1925. — Über die Entwicklungsgeschichte der basalen Ganglien des menschlichen Grosshirns. *Anat. Anz.*, 60, 54-58.
- SPATZ, H., DIEPEN, R., et GAUPP, V., 1948. — Zur Anatomie des Infundibulum und des Tuber cinereum beim Kaninchen. *Dtsch Zschr. Nervenhk.*, 159, 229-268.
- SPATZ, H., et STEPHAN, H., 1961. — Adaptive Konvergenz von Schädel und Gehirn bei « Kopfwühlern ». *Zool. Anz.*, 166, 402-423.
- SPIEGEL, E. A., et ZWEIG H., 1917. — Zur Cytoarchitektonik des Tuber cinereum. *Arb. neurol. Inst. Wien Univ.*, 22, 278-295.

- SPRAGUE, J. M., et MEYER, M., 1950. — An experimental study of the fornix in the rabbit. *J. Anat.*, 84, 354-368.
- SPULER, H., 1951. — Über das Tuber cinereum des Meerschweinchens und seine topographischen Beziehungen zum Infundibulum. *Acta anat.*, 13, 125-162.
- STARZL, T. E., et MAGOUN, H. W., 1951. — Organization of the diffuse thalamic projection system. *J. Neurophysiol.*, 14, 133-146.
- STEFENS, R., et DROOGLEEVER-FORTUYN, J., 1953. — Contribution à l'étude de la structure et de quelques connexions des noyaux intermédiaires du thalamus chez le lapin. *Arch. Suis. Neurol. Psychiat.*, 72, 299-318.
- STEPHAN, H., 1956. — Vergleichend-anatomische Untersuchungen an Insektivorengehirnen. I : Hirnform, palaeo-neocortikale Grenze und relative Zusammensetzung der Cortexoberfläche. II : Oberflächenmessungen am Allocortex im Hinblick auf funktionelle und phylogenetische Probleme. *Morphol. Jb.*, 97, 77-122 et 123-142.
- STEPHAN, H., 1959. — Vergleichend-anatomische Untersuchungen an Insektivorengehirnen. III : Hirn-Körpergewichtsbeziehungen. *Morphol. Jb.*, 99, 853-880.
- STEPHAN, H., et BAUCHOT, R., 1959. — Le cerveau de *Galemys pyrenaicus* Geoffroy, 1811 (Insectivora Talpidae) et ses modifications dans l'adaptation à la vie aquatique. *Mammalia*, 23, 1-18.
- STEPHAN, H., 1960. — Methodische Studien über den quantitativen Vergleich architektonischer Struktureinheiten des Gehirns. *Zschr. wissenschaft. Zool.*, 164, 143-172.
- STEPHAN, H., et BAUCHOT, R., 1960. — Les cerveaux de *Chlorotalpa stuhlmanni* (Matschie) 1894 et de *Chrysochloris asiatica* (L.) 1758 (Insectivora Chrysochloridae). *Mammalia*, 24, 495-510.
- STEPHAN, H., 1961. — Vergleichend-anatomische Untersuchungen an Insektivorengehirnen. V : Die quantitative Zusammensetzung der Oberflächen des Allocortex. *Acta anat.*, 44, 12-59.
- STOFFELS, J., 1939. — La projection des noyaux antérieurs du thalamus sur l'écorce interhémisphérique. *J. belge Neurol. Psychiat.*, 39, 743-776 et 783-833.
- SUZUKI, N., 1936. — The diencephalic and some other systems in *Xantharpiä amplexicaudata*. *Proc. kon. Akad. Wetensch. Amsterdam*, 39, 3-16.
- THOMALSKE, G., KLINGER, J., et WORINGER, E., 1957. — Über das Rhinencephalon. *Acta anat.*, 30, 865-901.
- TONCRAY, J. E., et KRIEG, W. J. S., 1946. — The nuclei of the human thalamus : a comparative approach. *J. Comp. Neurol.*, 85, 421-459.
- TSAI, C., 1925. — The optic tracts and centers of the Opossum, *Didelphis virginiana*. *J. Comp. Neurol.*, 39, 173-216.
- TSAI, C., 1925. — The descending tracts of the thalamus and midbrain of the Opossum, *Didelphis virginiana*. *J. Comp. Neurol.*, 39, 217-248.

- VALENSTEIN, E. S., et NAUTA, W. J. H., 1959. — A comparison of the distribution of the fornix system in the rat, guinea pig, cat and monkey. *J. Comp. Neurol.*, 113, 337-363.
- VIERLING, R., 1957. — Die anatomische Situation des Hypothalamuskerne Nucleus supraopticus und Nucleus paraventricularis bei Rind und Schaf. *Anat. Anz.*, 104, 157-182.
- VOGT, C., et VOGT, O., 1941. — Thalamusstudien I, II, III. *J. Comp. Psychol. Neurol.*, 50, 32-154.
- VOGT, C., et VOGT, O., 1942. — Morphologische Gestaltungen unter normalen und pathogenen Bedingungen. *J. Psychol. Neurol.*, 50, 161-524.
- VOTAW, C. L., 1960. — Certain functional and anatomical relations of the cornu ammonis of the macaque monkey. II : Anatomical relations. *J. Comp. Neurol.*, 114, 283-293.
- WAHREN, W., 1957. — Das Zwischenhirn des Kaninchens. *J. Hirnforsch.*, 3, 143-242.
- WAHREN, W., 1959. — Anatomie des Hypothalamus. In : SCHALTENBRAND und BAILEY, Stuttgart, G. Thieme, 119-151.
- WALKER, A. E., 1935. — The retrograde cell degeneration in the thalamus of *Macacus rhesus* following hemidecortication. *J. Comp. Neurol.*, 62, 407-419.
- WALKER, A. E., 1936. — An experimental study of the thalamocortical projection of the macaque monkey. *J. Comp. Neurol.*, 64, 1-39.
- WALKER, A. E., 1937. — A note on the thalamic nuclei of *Macaca mulatta*. *J. Comp. Neurol.*, 66, 145-155.
- WALKER, A. E., 1938. — The thalamus of the chimpanzee. I : Terminations of the somatic afferent systems. *Conf. Neurol.*, 1, 99-127.
- WALKER, A. E., 1938. — The thalamus of the chimpanzee. II : Its nuclear structure, normal and following hemidecortication. *J. Comp. Neurol.*, 69, 487-507.
- WALKER, A. E., et FULTON, J. F., 1938. — The thalamus of the chimpanzee. III : Metathalamus, normal structure and cortical connections. *Brain*, 61, 250-268.
- WALKER, A. E., 1938. — The thalamus of the chimpanzee. IV : Thalamic projections to the cerebral cortex, *J. Anat.*, 73, 37-93.
- WALKER, A. E., 1938. — The primate thalamus. Chicago Univ. Press.
- WALKER, A. E., 1940. — The medial thalamic nucleus. *J. Comp. Neurol.*, 73, 87-115.
- WALKER, A. E., 1959. — Normal and pathological physiology of the thalamus. In : SCHALTENBRAND und BAILEY. Stuttgart, G. Thieme, 291-316.
- WALLER, W. H., 1934. — Topographical relations of cortical lesions to thalamic nuclei in the albino rat. *J. Comp. Neurol.*, 60, 237-269.

- WALLER, W. H., et BARRIS, R. W., 1937. — Relationships of thalamic nuclei to the cerebral cortex in the cat. *J. Comp. Neurol.*, 67, 317-341.
- WALLER, W. H., 1940. — Thalamic connections of the frontal cortex of the cat. *J. Comp. Neurol.*, 73, 117-138.
- WARNER, F. J., 1929. — The hypothalamus of the opossum (*Didelphis virginiana*). *J. nerv. ment. Dis.*, 70, 485-494.
- WATSON, G. H., 1907. — Cytoarchitectonics of the shrew. *Arch. Neurol. pathol. Lab. London Cy Asylum*, 3, 9-14.
- WERKMAN, H., 1913. — L'évolution ontogénétique de la paroi antérieure du cerveau intermédiaire et des commissures du cerveau antérieur chez les Mammifères inférieurs. *Arch. Néerl. Sci. exactes et Nat.*, 3, B, 2.
- WHITTIER, J. R., et METTLER, F. A., 1949. — Studies on the subthalamus of the Rhesus monkey. I : Anatomy and fiber connections of the subthalamic nucleus of Luys. *J. Comp. Neurol.*, 90, 281-317.
- WINKLER, C., et POTTER, A., 1911. — An anatomical guide to experimental researches on the rabbit's brain. Amsterdam, W. Werluys.
- WINKLER, C., et POTTER, A., 1914. — An anatomical guide to experimental researches on the cat's brain. Amsterdam, W. Werluys.
- WIRZ, K., 1950. — Studien über die Cerebralisation : zur quantitativen Bestimmung der Randordnung bei Säugetieren. *Acta anat.*, 9, 134-196.
- WOOLLARD, H. H., 1926. — Notes on the retina and lateral geniculate body in *Tupaia*, *Tarsius*, *Nycticebus* and *Hapale*. *Brain*, 49, 77-104.
- WOOLLARD, H. H., et BEATTIE, J., 1927. — The comparative anatomy of the lateral geniculate body. *J. Anat.*, 61, 414-423.
- WRIGHT, M. K., 1950. — The definition of the preoptic region in subprimates mammalian brains, with special reference to the elephant shrew. *S. Afr. J. Med. Sci.*, 15, 15-32.
- WRIGHT, M. K., 1950. — The fibre connections of the preoptic region in subprimates, with special emphasis on the medial forebrain bundle. *S. Afr. J. Med. Sci.*, 15, 33-48.

TABLE DES MATIERES

AVANT-PROPOS	3
INTRODUCTION	4
MATÉRIEL ET MÉTHODES D'ÉTUDE	9
A. — Matériel étudié	9
B. — Méthodes d'étude	12
Fixation et coloration	12
Délimitations architectoniques	14
Mesure des tailles cellulaires	17
Mesure des densités cellulaires	21
Mesure des volumes nucléaires	25
Calcul du nombre total de cellules d'un noyau	27
Méthodes d'étude des corrélations	27
C. — Le classement « évolutif » des Insectivores	30

PREMIERE PARTIE

Etude descriptive	37
I. — LE DIENCÉPHALE DE <i>Sorex araneus</i>	38
A) Matériel étudié	38
B) Plan d'étude du diencéphale	40
C) Le diencéphale de <i>Sorex araneus</i>	44
Epithalamus	44
Thalamus, groupe antérieur	46
» » médial	48
» » médian	52
» » dorsal	56
» » ventral	57
» » postérieur	60

Thalamus ventral	63
Subthalamus	65
Hypothalamus, région pré- et supraoptique	66
» » infundibulaire	69
» » dorso latérale	73
» » mamillaire	74

II. — VARIATIONS ARCHITECTONIQUES DANS LES DIVERSES FAMILLES D'INSECTIVORES	77
A) Soricidae	77
Plan sagittal médian	78
Architectonique du diencephale	80
<i>Sorex minutus</i>	80
<i>Neomys fodiens</i>	83
<i>Crocidura russula</i>	84
<i>Crocidura occidentalis</i>	85
Conclusion sur les Soricidae	85
B) Tenrecidae	86
Plan sagittal médian	86
Architectonique du diencephale	89
<i>Setifer setosus</i>	89
<i>Tenrec ecaudatus</i>	92
<i>Potamogale velox</i>	94
Conclusion sur les Tenrecidae	97
C) Erinaceidae	98
Plan sagittal médian	98
Architectonique du diencephale de <i>Erinaceus europaeus</i>	99
Conclusion sur les Erinaceidae	101
D) Talpidae	102
Plan sagittal médian	102
Architectonique du diencephale	104
<i>Talpa europaea</i>	104
<i>Galemys pyrenaicus</i>	104
Conclusion sur les Talpidae	108
E) Chrysochloridae	108
Plan sagittal médian	108
Architectonique du diencephale	110
<i>Chlorotalpa stuhlmanni</i>	110

<i>Chrysochloris asiatica</i>	114
Conclusion sur les Chrysochloridae	115
F) Macroscelididae	115
Plan sagittal médian	116
Architectonique du diencéphale	118
<i>Elephantulus fuscipes</i>	118
<i>Rhynchocyon stuhlmanni</i>	122
Conclusion sur les Macroscelididae	123
G) Tupaiidae	124
Plan sagittal médian	124
Architectonique du diencéphale de <i>Tupaia glis</i>	126
III. — LE DIENCÉPHALE DE <i>Galago demidovii</i>	137
Plan sagittal médian	137
Architectonique du diencéphale de <i>Galago demidovii</i>	138
Conclusion sur les Lémuriens	149

DEUXIEME PARTIE

Analyse quantitative	151
I. — CONSIDÉRATIONS PRÉLIMINAIRES	153
II. — LE DIENCÉPHALE ET SES GRANDES SUBDIVISIONS	156
A) Le diencéphale considéré dans son ensemble	156
B) Les grandes subdivisions du diencéphale	158
III. — LES DIVERS NOYAUX THALAMIQUES	160
A) Epithalamus	160
B) Thalamus, groupe antérieur	164
C) Thalamus, groupe médial	172
N. parataenialis	172
N. medialis	173
Complexe parafasciculaire	177
D) Thalamus, groupe médian (et intralamellaire)	183
E) Thalamus, groupe dorsal	196

F) Thalamus, groupe ventral	204
G) Thalamus, groupe postérieur	217
Corpus geniculatum laterale	217
N. geniculatus medialis	221
Pretectum	226
N. reticularis	230
IV. — THALAMUS VENTRAL, SUBTHALAMUS ET HYPOTHALAMUS	233
A) Considérations préliminaires	233
B) Thalamus ventral et subthalamus	234
C) Aires hypothalamiques	238
D) Région hypothalamique antérieure	244
E) Région infundibulaire	247
F) Région mamillaire	259
V. — CONCLUSIONS	271
Taille cellulaire	271
Densité cellulaire	273
Niveau fonctionnel minimum	274

TROISIEME PARTIE

Analyse fonctionnelle	277
I. — PRINCIPE ET METHODES D'ÉTUDE	278
A) But poursuivi	278
B) Méthodes d'étude	278
C) Centres de référence	281
Hypophyse	281
Cortex	281
II. — ESSAIS D'ANALYSE FONCTIONNELLE	283
A) Les grandes divisions diencephaliques	283
Diencephale	283

Thalamus	284
Subthalamus	284
Hypothalamus	284
B) Les groupes thalamiques	286
Epithalamus	286
Thalamus, groupe antérieur	287
» groupe médial	289
» groupe médian	289
» complexe latéral	291
» ganglions géniculés	291
» groupe postérieur	292
Les connexions optiques	294
C) Discussion	297
III. — LES NOYAUX HYPOTHALAMIQUES NEUROSÉCRÉTOIRES	300
A) Le problème à résoudre	300
B) Analyse fonctionnelle	302
Ensemble des noyaux neurosécrétoires	302
Noyau supraoptique	303
Noyau paraventriculaire	303
C) Résultats	305
IV. — LES NOYAUX THALAMIQUES LIÉS A L'ALLOCORTEX	308
A) Considérations préliminaires	308
B) Les connexions olfacto-thalamiques	309
Ganglion de l'habénula	309
Noyau parataenial	315
Noyau médial	318
Conclusions	319
C) Les connexions hippocampo-thalamiques.	319
Connexions hippocampo-antérieures	320
Connexions hippocampo-mamillaires	323
Connexions mamillo-antérieures	324
Conclusions	328

CONCLUSIONS

A) LES GRANDES LIGNES DE L'ORGANISATION DU DIENCÉPHALE DES INSECTIVORES	330
Thalamus sensu lato	330
Hypothalamus sensu lato	336
Conclusions	341
B) LA LIGNÉE PHYLOGÉNÉTIQUE INSECTIVORES-PRIMATES . .	341
Données qualitatives	342
Méthode quantitative	344
Structures stables et structures évolutives	346
La place des diverses familles d'Insectivores dans l'évolu- tion	349
L'adaptation à la vie semi-aquatique	355
Choix de l'espèce terrestre voisine	356
Structures-test	356
Modifications dues à l'adaptation	357
Le problème des Tupaiidae	359
Structures voisines chez <i>Tupaia</i> et chez les Macrosce- lididae	361
Structures voisines chez <i>Tupaia</i> et <i>Galago</i>	362
BIBLIOGRAPHIE	373

EXPLICATION DES PLANCHES

Fig. 36. — *Sorex araneus* 947. Coupes transversales au niveau de la région préoptique. A gauche, coupe n° 222 ; au centre, coupe n° 238 ; à droite, coupe n° 254.

Fig. 37. — *Sorex araneus* 947. Coupes transversales au niveau du thalamus antérieur. A gauche, coupe n° 270 ; à droite, coupe n° 286.

Fig. 38. — *Sorex araneus* 947. Coupes transversales au niveau du thalamus moyen et du tubercule cendré. A gauche, coupe n° 302 ; à droite, coupe n° 318.

Fig. 39. — *Sorex araneus* 947. Coupes transversales au niveau du noyau subthalamique. A gauche, coupe n° 334 ; à droite, coupe n° 350.

Fig. 40. — *Sorex araneus* 947. Coupes transversales au niveau du métathalamus et du corps mamillaire. A gauche, coupe n° 366 ; à droite, coupe n° 382.

Fig. 41. — *Sorex araneus* 947. Coupes transversales au niveau du ganglion géniculé médial et du noyau interpédonculaire. A gauche, coupe n° 398 ; à droite, coupe n° 414.

Fig. 42. — *Sorex araneus* 966. Coupe sagittale paramédiane n° 389.

Fig. 43. — *Sorex araneus* 966. Coupe sagittale au niveau du faisceau rétroflexe. Coupe n° 368.

Fig. 44. — *Sorex araneus* 966. Coupe sagittale au niveau du faisceau mamillothalamique. Coupe n° 338.

Fig. 45. — *Sorex araneus* 966. Coupes sagittales au niveau des ganglions géniculés. A gauche, coupe n° 300 ; à droite, coupe n° 260.

Fig. 46. — *Sorex araneus* 967. Coupes horizontales au niveau de l'épithalamus. A gauche, coupe n° 150 ; à droite, coupe n° 170.

Fig. 47. — *Sorex araneus* 967. Coupes horizontales au niveau des noyaux dorsaux. A gauche, coupe n° 190 ; à droite, coupe n° 210.

Fig. 48. — *Sorex araneus* 967. Coupes horizontales au niveau des noyaux ventraux. A gauche, coupe n° 230 ; à droite, coupe n° 250.

Fig. 49. — *Sorex araneus* 967. Coupes horizontales au niveau du subthalamus. A gauche, coupe n° 270 ; à droite, coupe n° 290.

Fig. 50. — *Sorex araneus* 967. Coupes horizontales au niveau du faisceau télencéphalique médial. A gauche, coupe n° 310 ; à droite, coupe n° 330.

Fig. 51. — *Sorex araneus* 967. Coupes horizontales au niveau de l'infundibulum. A gauche, coupe n° 350 ; à droite, coupe n° 370.

Fig. 52. — *Crocidura russula* 940. Coupes transversales du corps mamillaire et des noyaux magnocellulaires adjacents (noyaux supramamillaire et paramamillaire ou intercalaire). En haut, coupe n° 453 ; en bas, coupe n° 465.

Fig. 53. — *Setifer setosus* 931. Coupe transversale de l'épithalamus, au niveau de la commissure habénulaire. Coupe n° 925.

Fig. 54. — *Galemys pyrenaicus* 935. Coupe transversale de l'hypothalamus au niveau du noyau suprachiasmatique. Coupe n° 625.

Fig. 55. — *Tenrec ecaudatus* 1005. Coupes transversales de l'hypothalamus, montrant les diverses formations magnocellulaires neurosécrétoires. En haut à gauche, coupe n° 1127 ; en haut à droite, coupe n° 1162 ; en bas, coupe n° 1197.

Fig. 56. — *Erinaceus europaeus* 518. Coupe sagittale au niveau du faisceau rétroflexe de Meynert. Remarquer la position caudale et ventrale du noyau ventral médial. Coupe n° 403.

Fig. 57. — *Galemys pyrenaicus* 936. Coupe sagittale au niveau du faisceau rétroflexe de Meynert. Coupe n° 650.

Fig. 58. — *Galemys pyrenaicus* 935. Coupes transversales de l'hypothalamus au niveau du corps mamillaire. A gauche, coupe n° 730 ; à droite, coupe n° 765.

Fig. 59. — Coupes transversales au niveau du noyau subthalamique, montrant son orientation presque verticale. A gauche, *Chlorotalpa stuhlmanni* 211, coupe n° 600 ; à droite, *Chrysochloris asiatica* 973, coupe n° 540.

Fig. 60. — *Elephantulus fuscipes* 307. Coupes transversales au niveau des noyaux antérieurs. En haut à gauche, coupe n° 820, à droite, coupe n° 845 ; en bas à gauche, coupe n° 870, à droite, coupe n° 895. Les trois noyaux antérieurs sont délimités mais non nommés.

Fig. 61. — *Tupaia glis* 969. Coupe transversale au niveau du noyau central médian. Coupe n° 760.

Fig. 62. — *Tupaia glis* 970. Coupe sagittale au niveau du ganglion géniculé latéral. Coupe n° 200.

Fig. 63. — *Tupaia glis* 969. Coupe transversale au niveau du noyau péripédonculaire et de la zone incertaine. Coupe n° 790.

Fig. 64. — *Galago demidovii* 87. Coupe transversale au niveau des noyaux antérieurs. Coupe n° 456.

Fig. 65. — *Galago demidovii* 87. Coupes transversales au niveau du pulvinar. En haut à gauche, coupe n° 504, à droite, coupe n° 536 ; en bas à gauche, coupe n° 568, à droite, coupe n° 600.

Fig. 66. — Aspect histologique des noyaux diencéphaliques. $\times 500$. En haut à gauche, noyau habénulaire médial, *Rhynchocyon* ; à droite, noyau habénulaire latéral, *Tenrec* ; au milieu à gauche, noyau antérodorsal, *Elephantulus* ; à droite, noyau antéroventral, *Chlorotalpa* ; en bas à gauche, noyau antéromédial, *Chlorotalpa* ; à droite, noyau parataenial, *Elephantulus*.

Fig. 67. — Aspect histologique des noyaux diencéphaliques. $\times 500$. En haut à gauche, noyau médial, *Elephantulus* ; à droite, noyau parafasciculaire, *Setifer* ; au milieu à gauche, noyau subparafasciculaire, *Talpa* ; à droite, centre médian, *Galago* ; en bas à gauche, noyau paraventriculaire, *Erinaceus* ; à droite, noyau intermédiaire (= rhomboïde), *Elephantulus*.

Fig. 68. — Aspect histologique des noyaux diencéphaliques. $\times 500$. En haut à gauche, noyau central médian, *Elephantulus* ; à droite, noyau paracentral, *Chrysochloris* ; au milieu à gauche, noyau central latéral, *Chlorotalpa* ; à droite, noyau réunien, *Chlorotalpa* ; en bas à gauche, noyau intermédiaire ventral, *Talpa* ; à droite, noyau submédial, *Chrysochloris*.

Fig. 69. — Aspect histologique des noyaux diencéphaliques. $\times 500$. En haut à gauche, noyau dorsal oral, *Setifer* ; à droite, noyau dorsal intermédiaire, *Tupaia* ; au milieu à gauche, noyau dorsal caudal, *Setifer* ; à droite, noyau ventral oral, *Elephantulus* ; en bas à gauche, noyau ventral intermédiaire, *Galago* ; à droite, noyau ventral caudal, *Setifer*.

Fig. 70. — Aspect histologique des noyaux diencéphaliques. $\times 500$. En haut à gauche, noyau ventral médial, *Chlorotalpa* ; à droite, noyau géniculé latéral dorsal, *Setifer* ; au milieu à gauche, noyau géniculé latéral ventral, *Elephantulus* ; à droite, noyau géniculé médial, *Talpa* ; en bas à gauche, aire prétectale, *Talpa* ; à droite, noyau postérieur, *Elephantulus*.

Fig. 71. — Aspect histologique des noyaux diencéphaliques. $\times 500$. En haut à gauche, noyau réticulé, *Elephantulus* ; à droite, zone incertaine, *Tenrec* ; au milieu à gauche, noyau péripédonculaire, *Tupaia* ; à droite, noyau subthalamique, *Chlorotalpa* ; en bas à gauche, noyau interstitiel de la strie terminale, *Erinaceus* ; à droite, noyau suprachiasmatique, *Chlorotalpa*.

Fig. 72. — Aspect histologique des noyaux diencéphaliques. $\times 500$. En haut à gauche, noyau supraoptique, *Chrysochloris* ; à droite, noyau paraventriculaire, *Elephantulus* ; au milieu à gauche, noyau infundibulaire, *Elephantulus* ; à droite, noyau ventromédial, *Elephantulus* ; en bas à gauche, noyau dorsomédial, *Elephantulus* ; à droite, noyau périventriculaire postérieur, *Elephantulus*.

Fig. 73. — Aspect histologique des noyaux diencéphaliques. $\times 500$. En haut à gauche, noyau prémamillaire, *Talpa* ; à droite, noyau paramamillaire (= intercalaire), *Rhynchocyon* ; au milieu à gauche, noyau tubéromamillaire, *Galago* ; à droite, noyau supramamillaire, *Talpa* ; en bas à gauche, noyau mamillaire latéral, *Talpa* ; à droite, noyau mamillaire médial, *Chlorotalpa*.

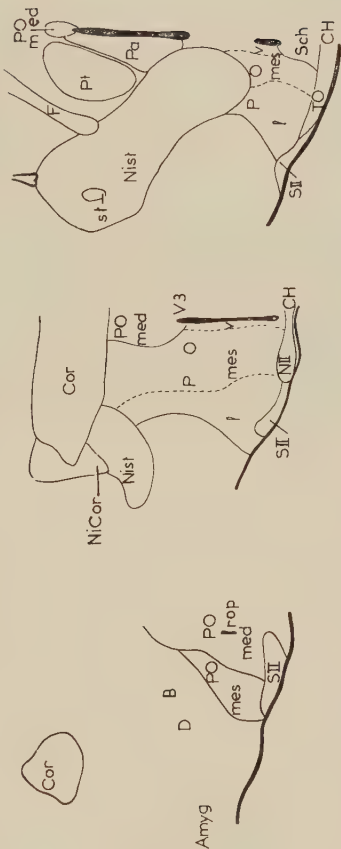
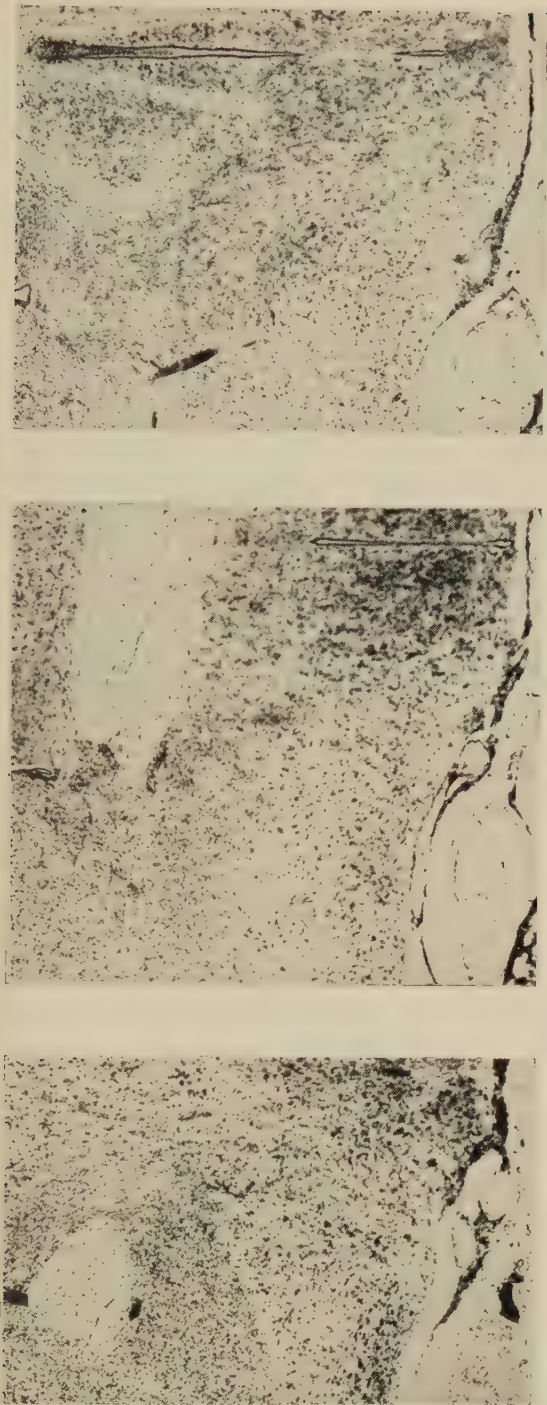


Fig. 36

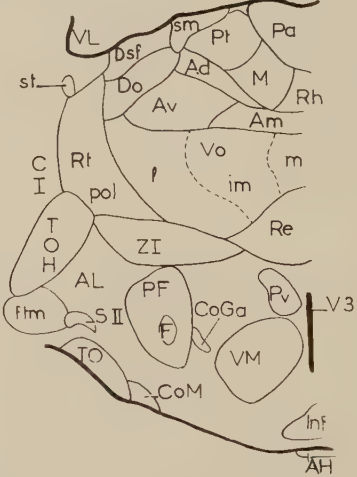
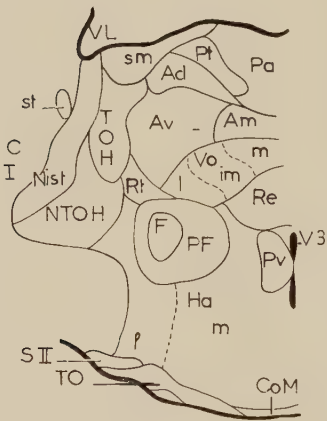
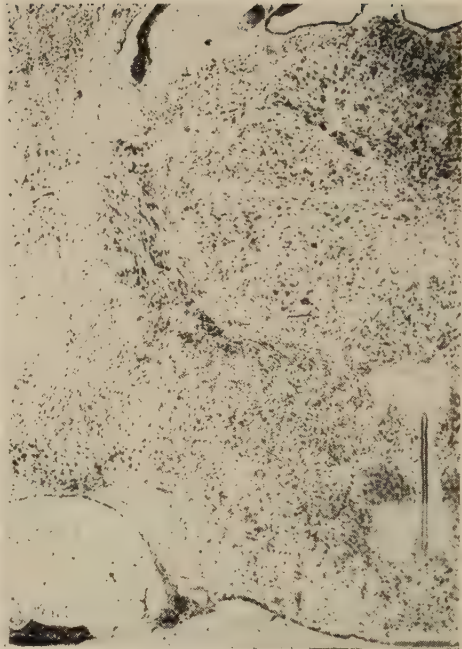
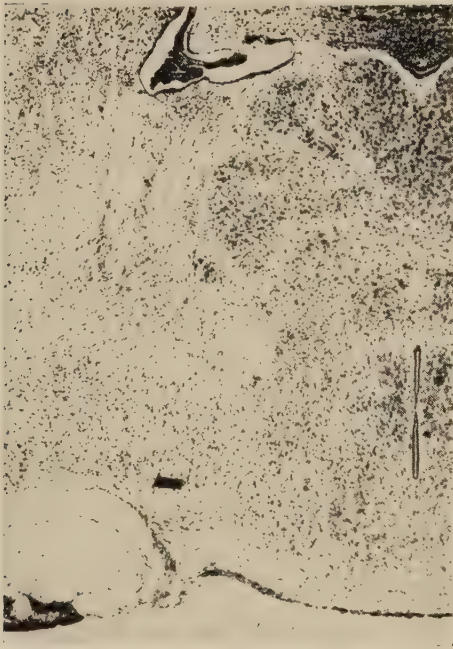


Fig. 37

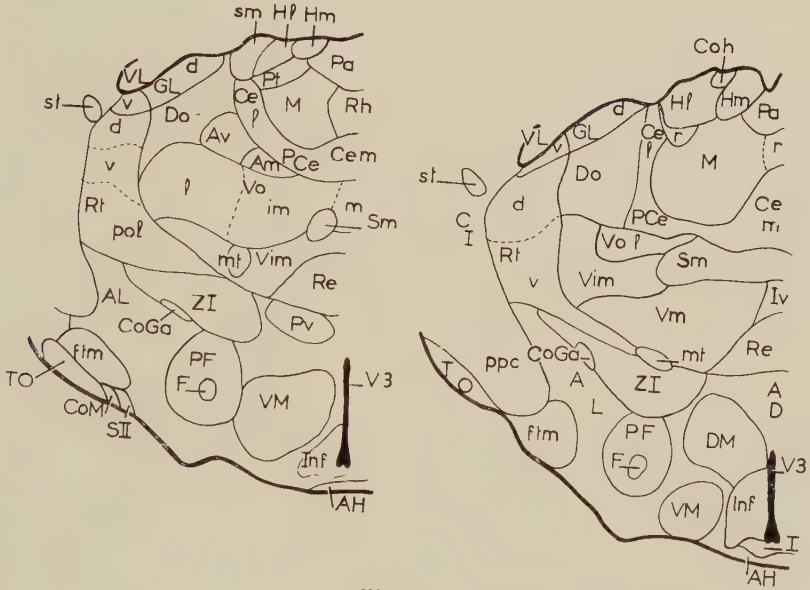
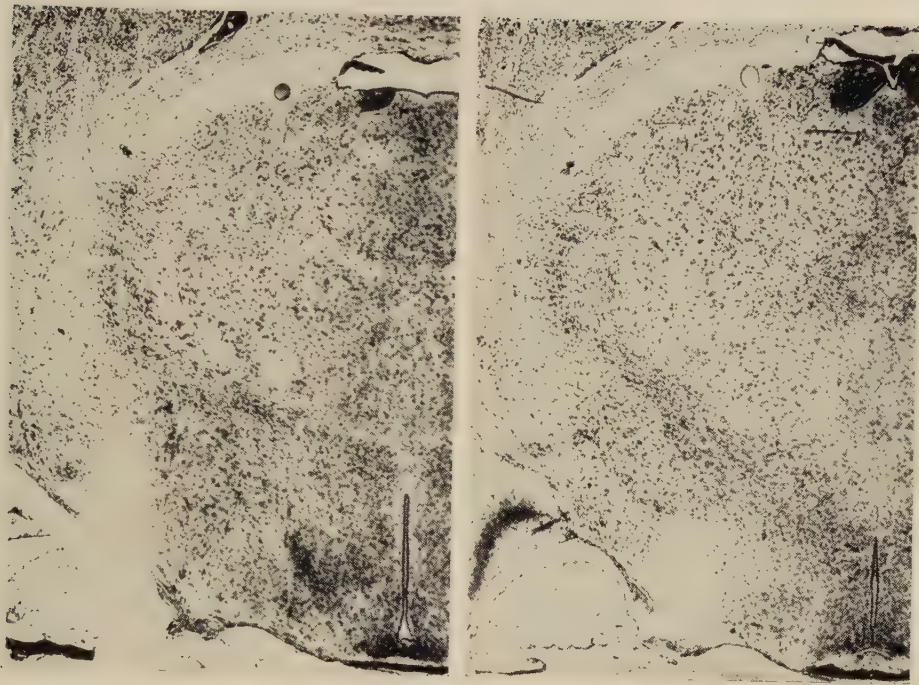


Fig. 38

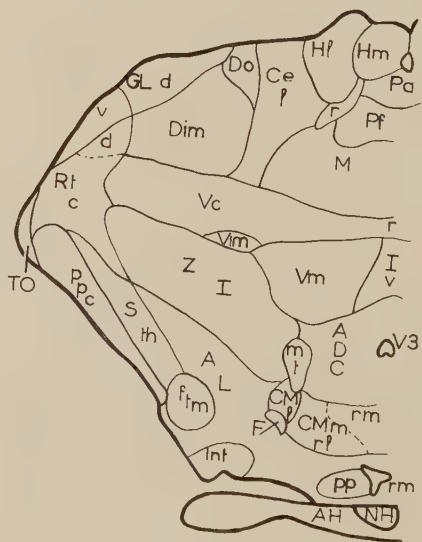
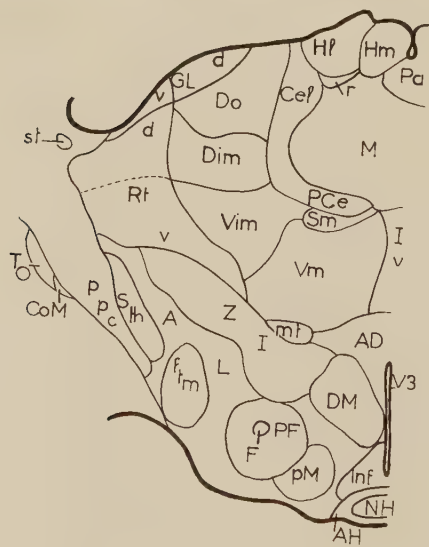


Fig. 39

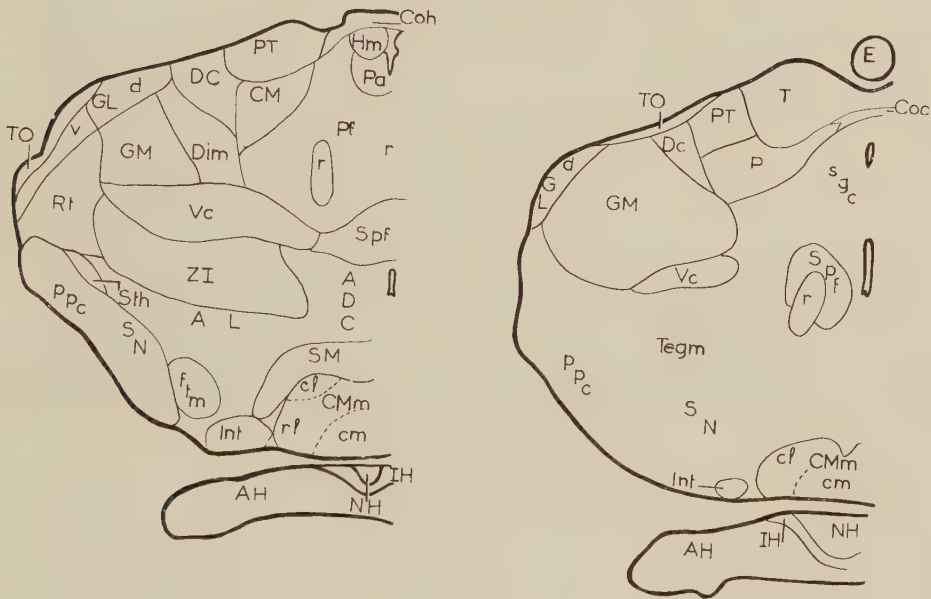
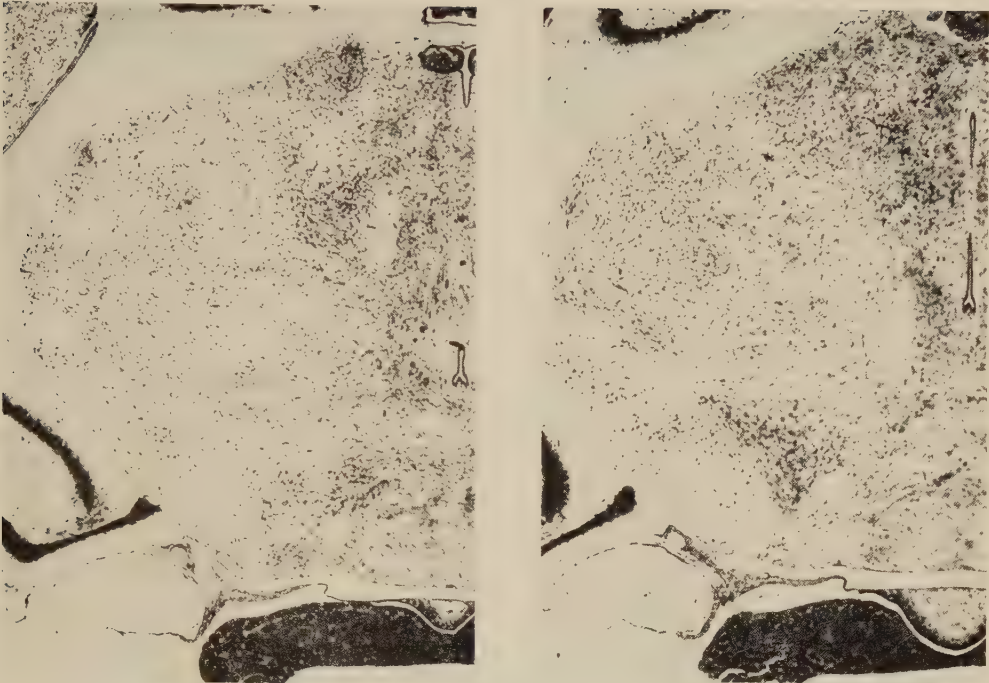


Fig. 40

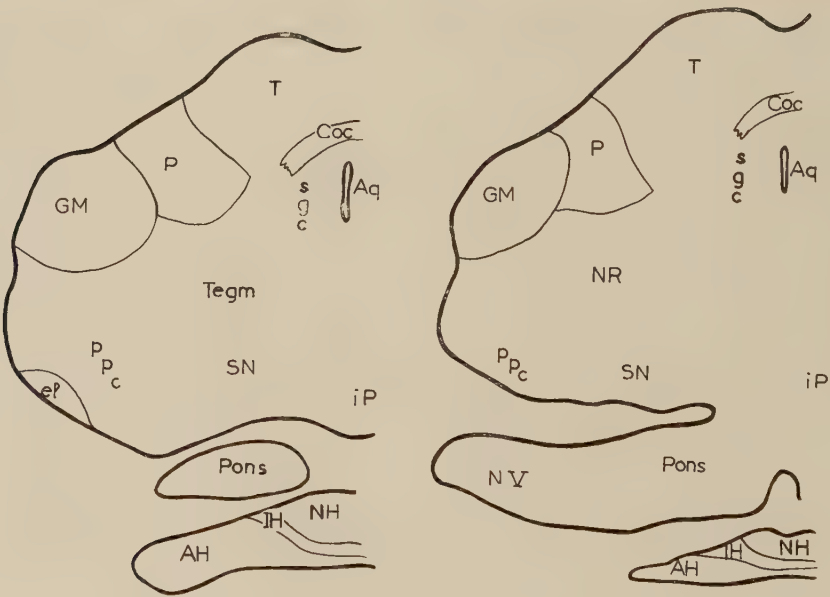
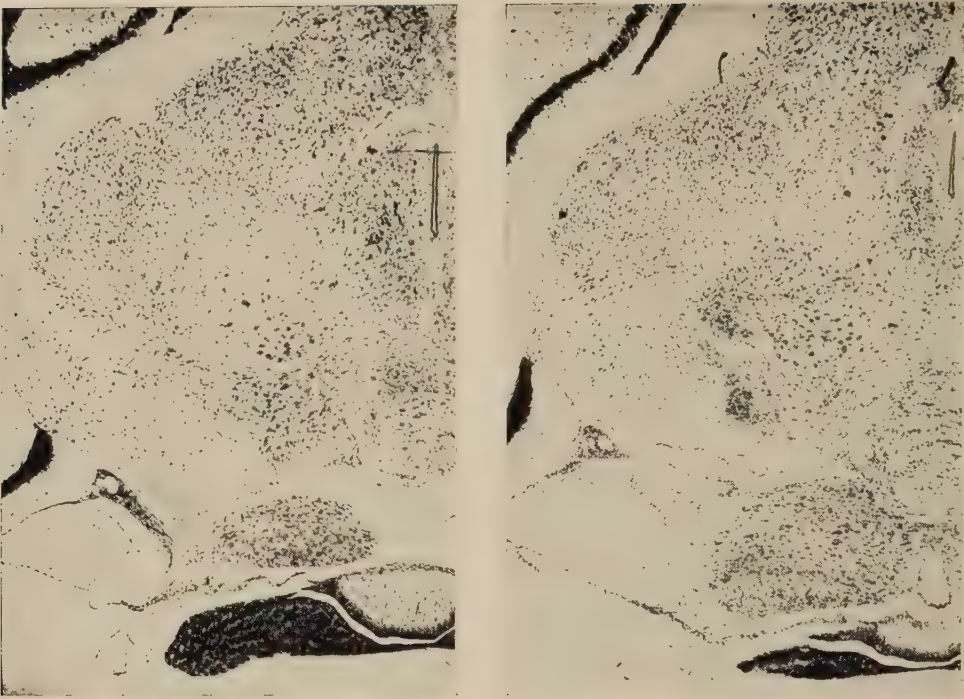


Fig. 41

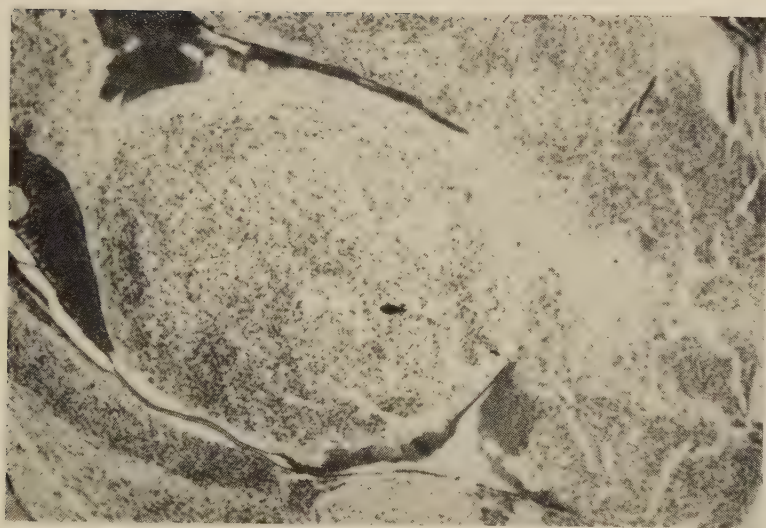
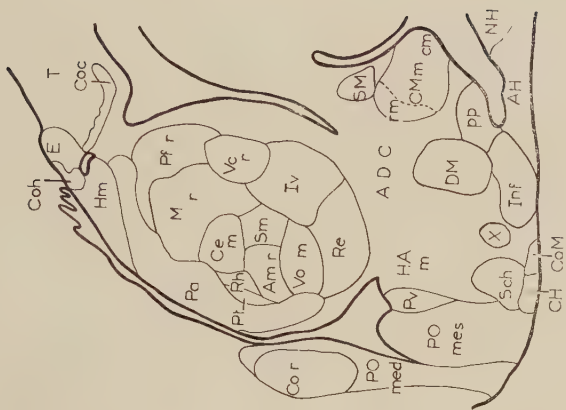


Fig. 42



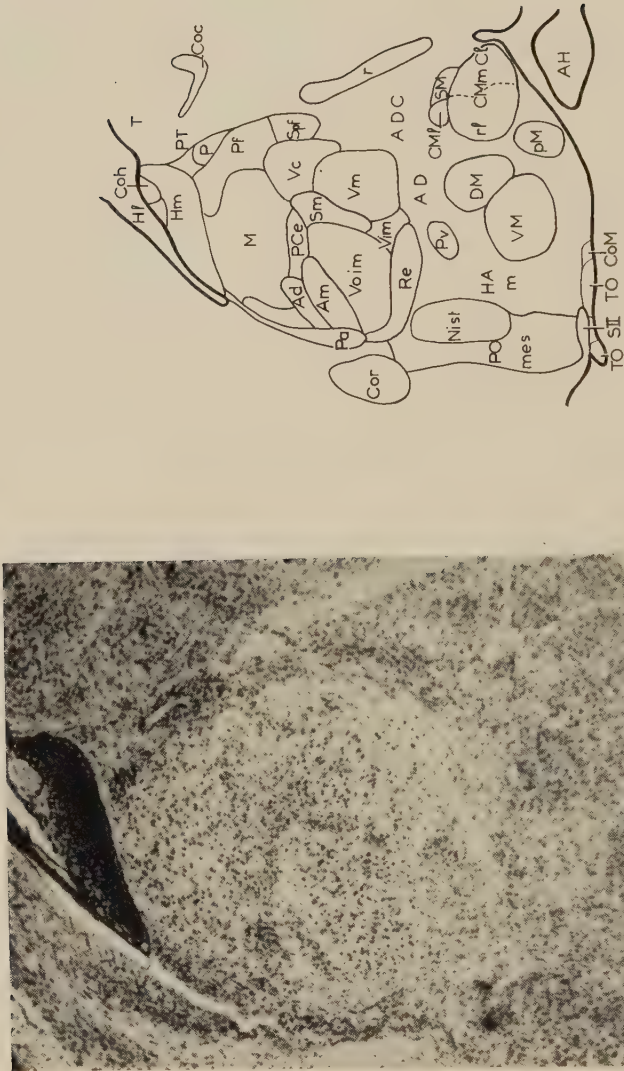


Fig. 43

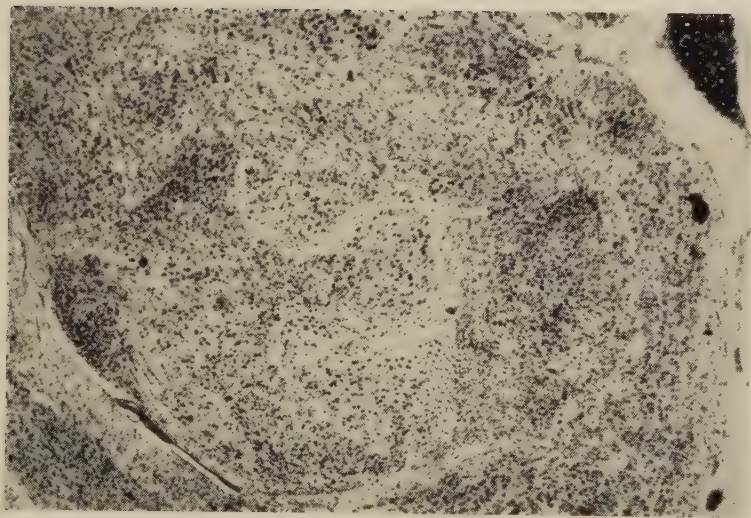
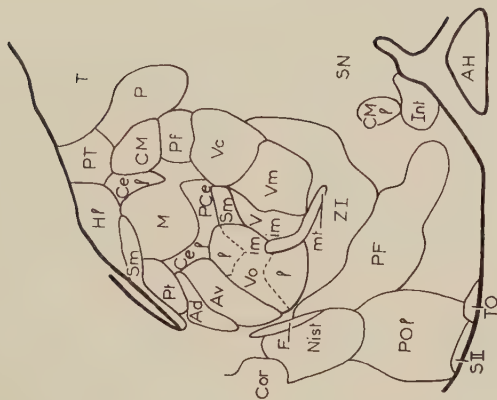


Fig. 44



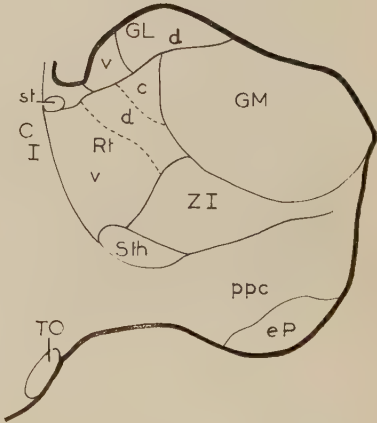
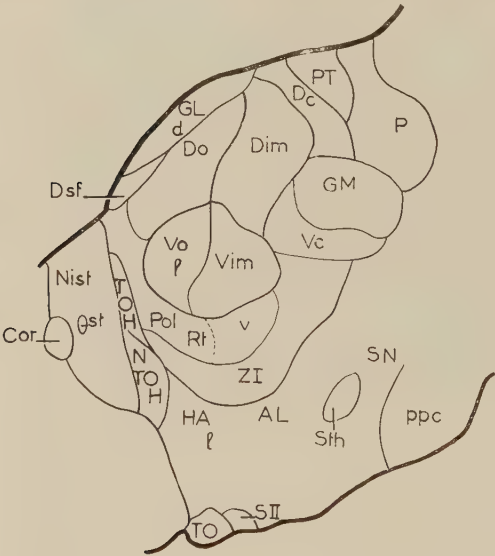
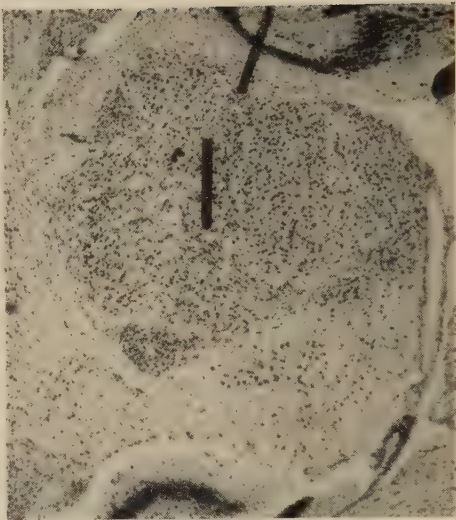
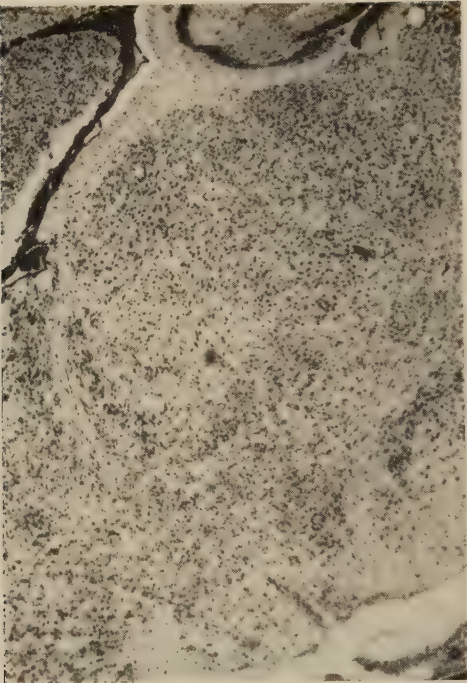


Fig. 45

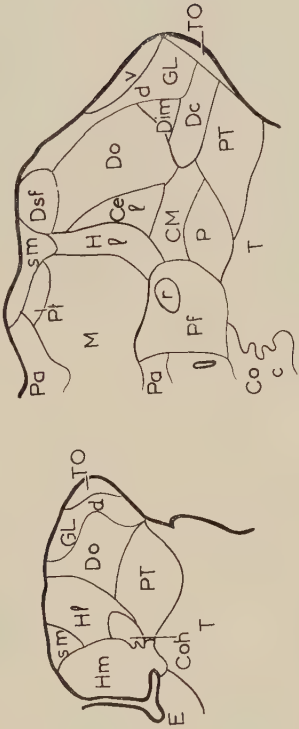
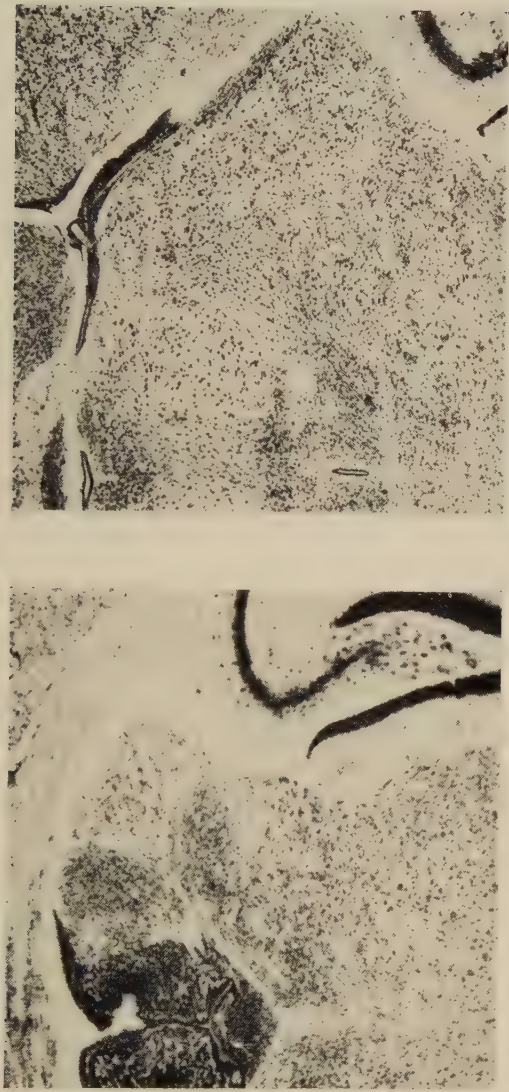


Fig. 46

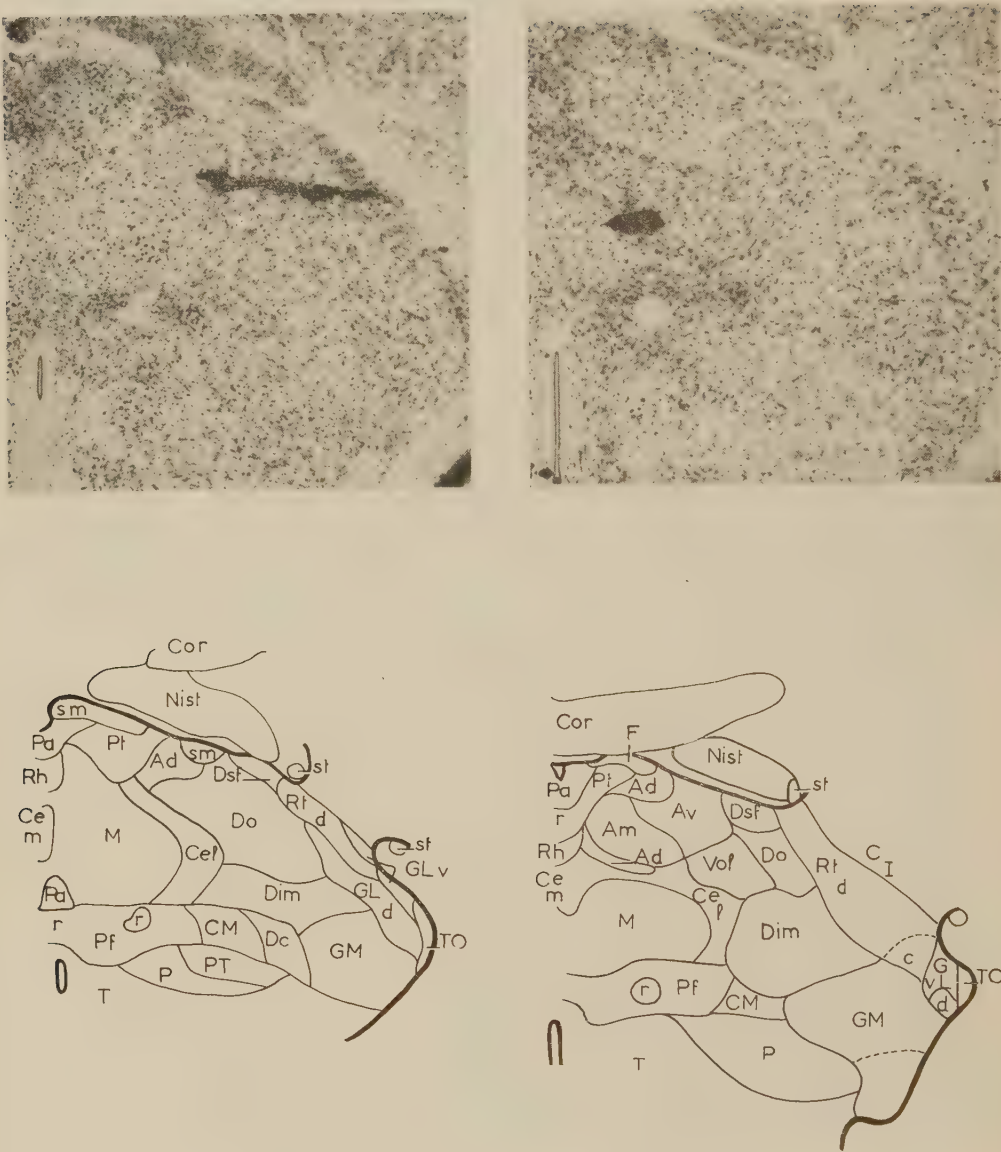


Fig. 47

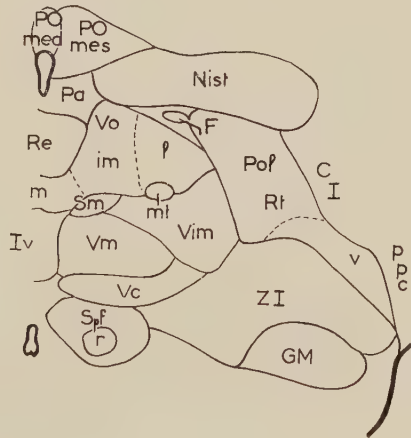
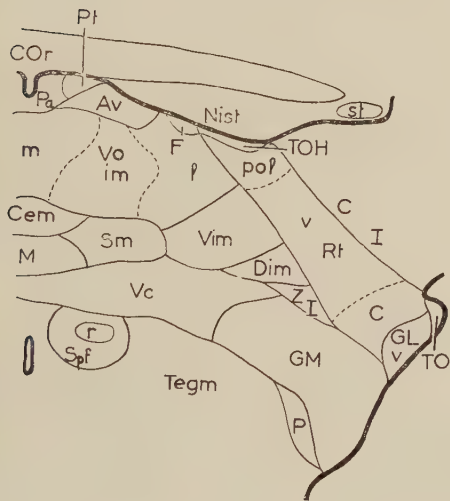
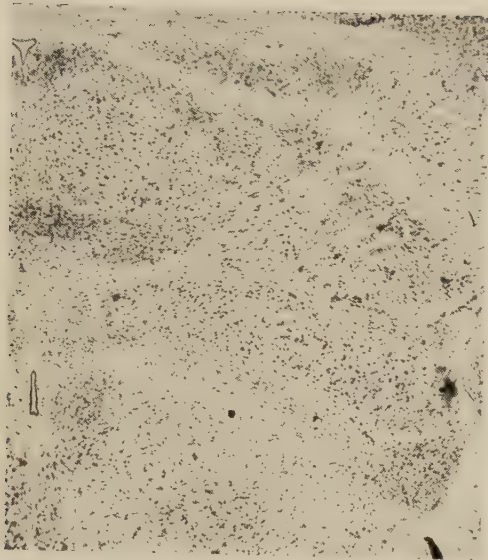


Fig. 48

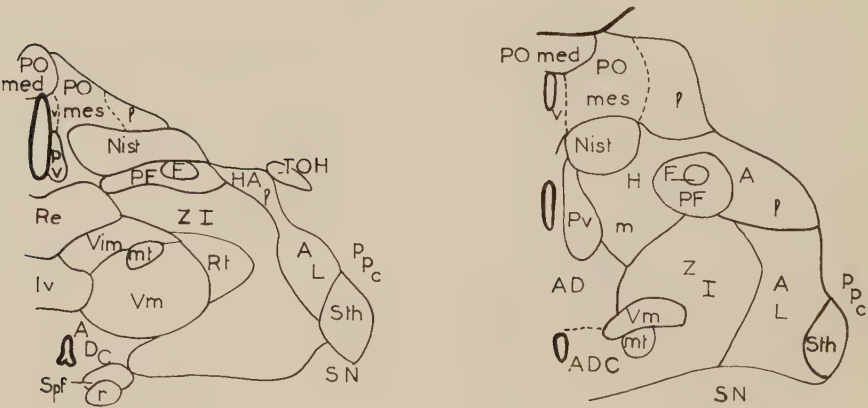
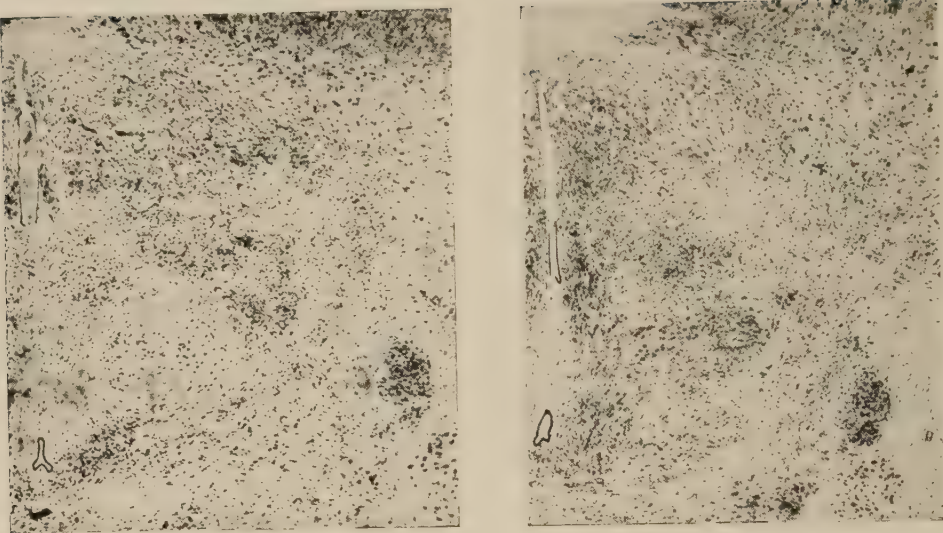


Fig. 49

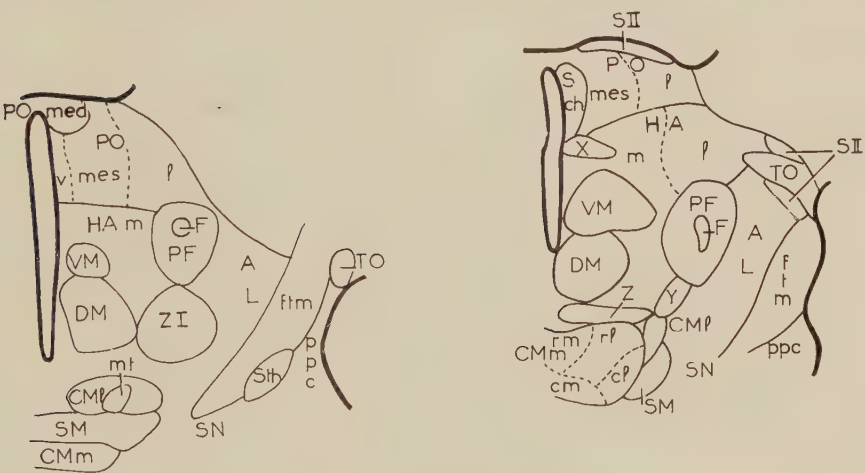
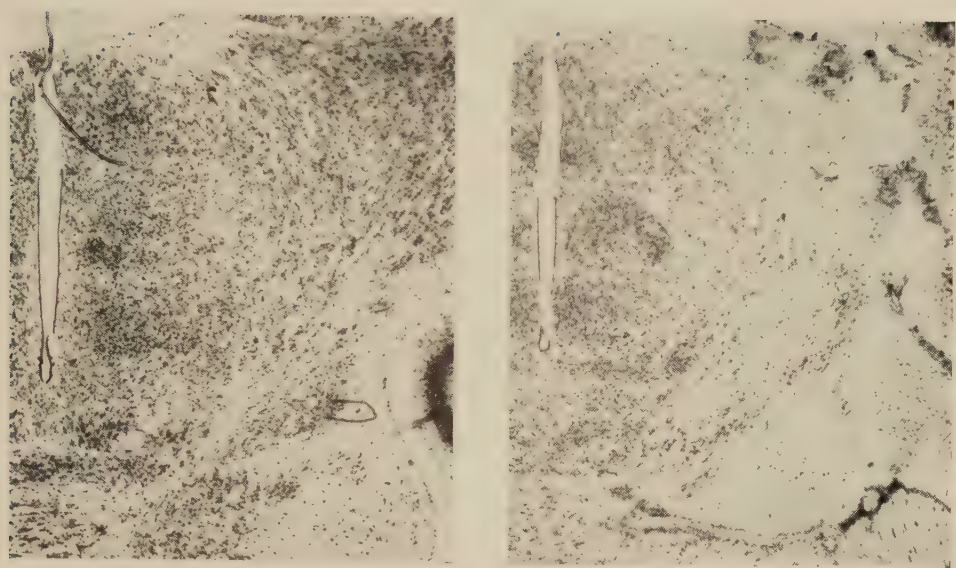


Fig. 50

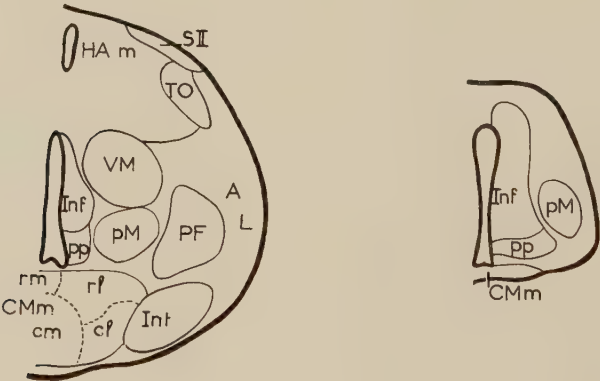
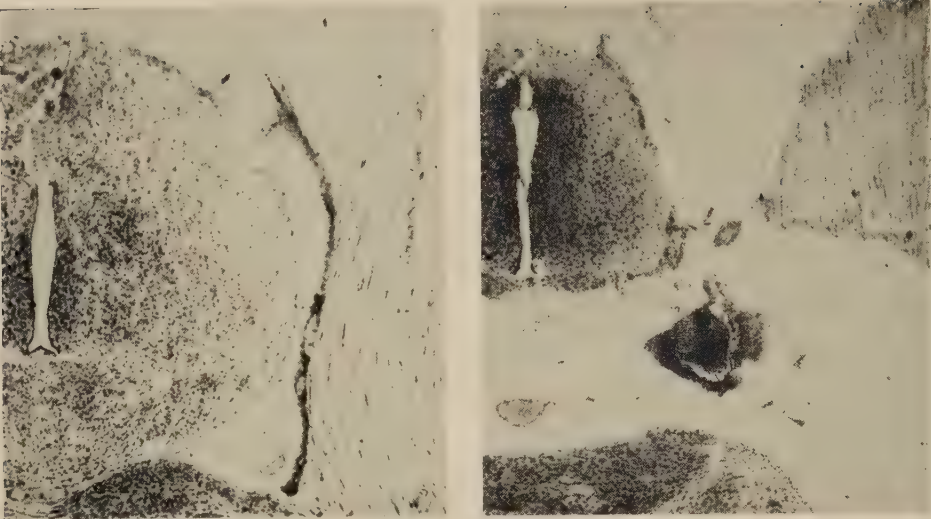


Fig. 51

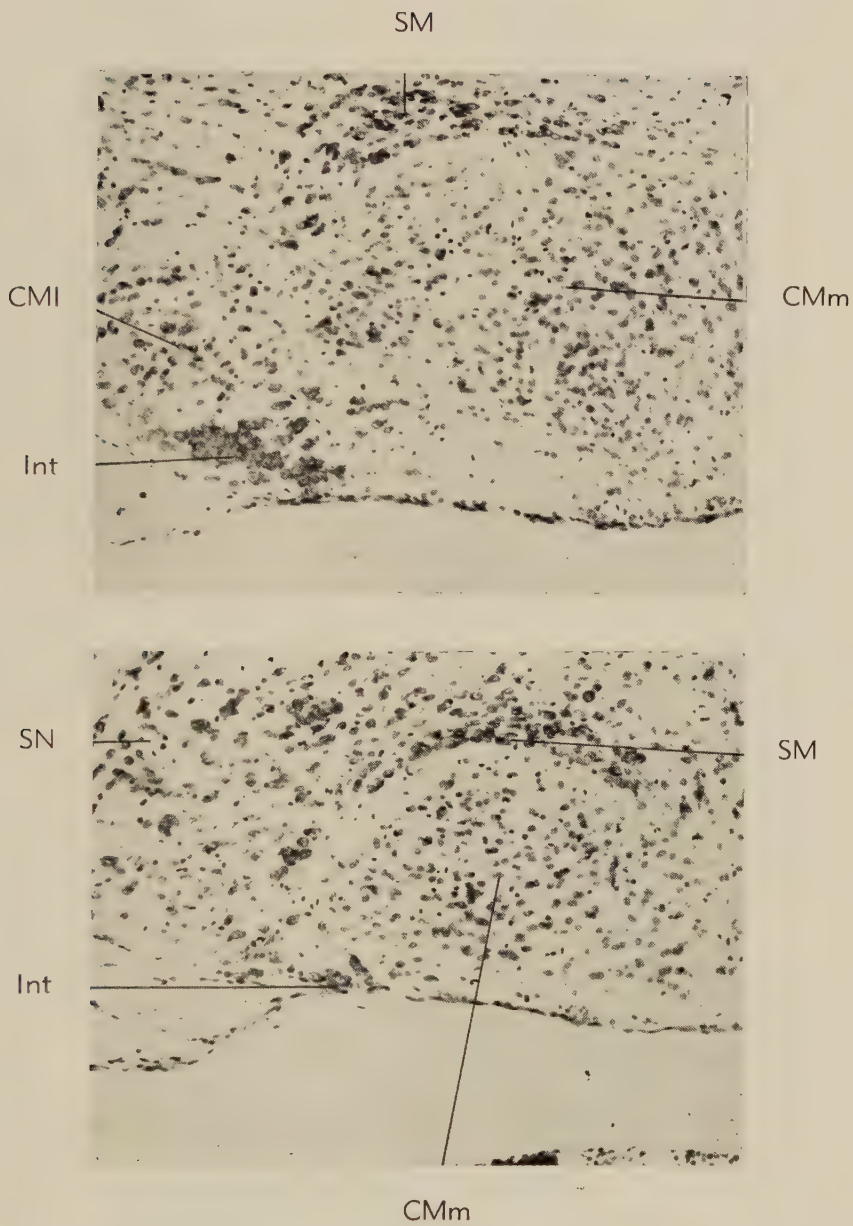


Fig. 52

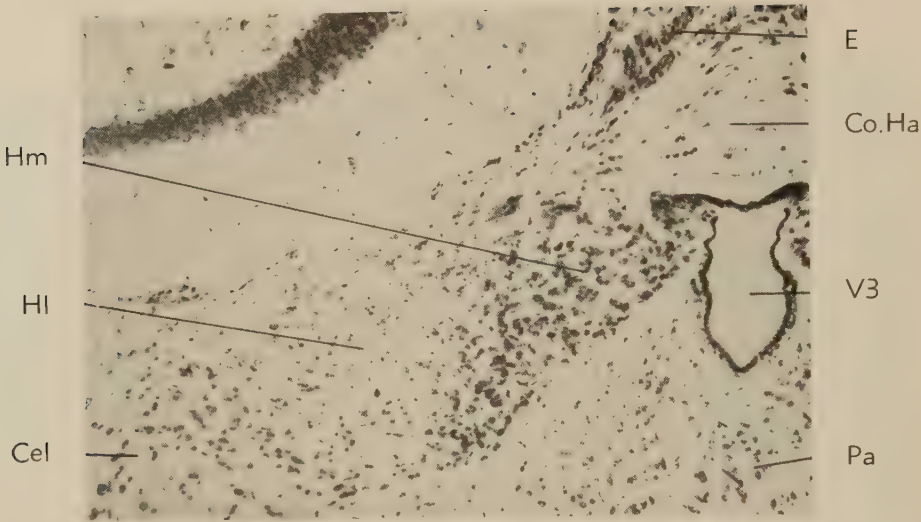


Fig. 53

PF

V3

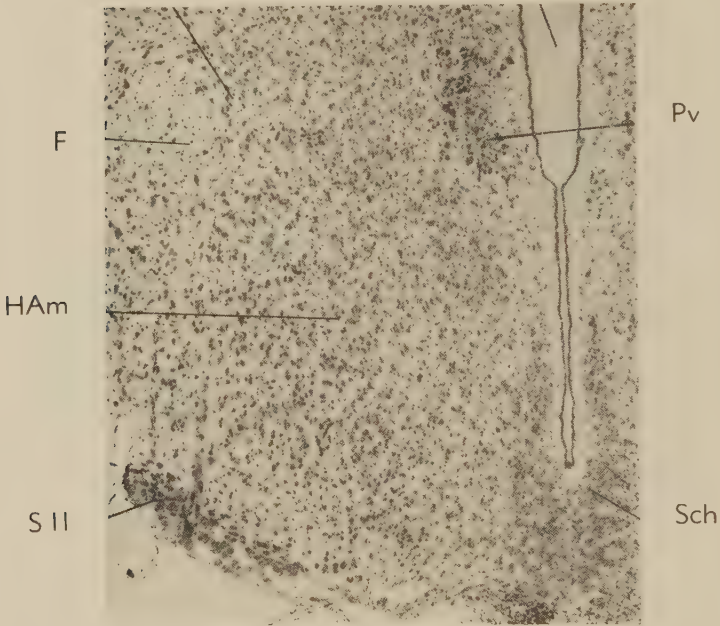


Fig. 54

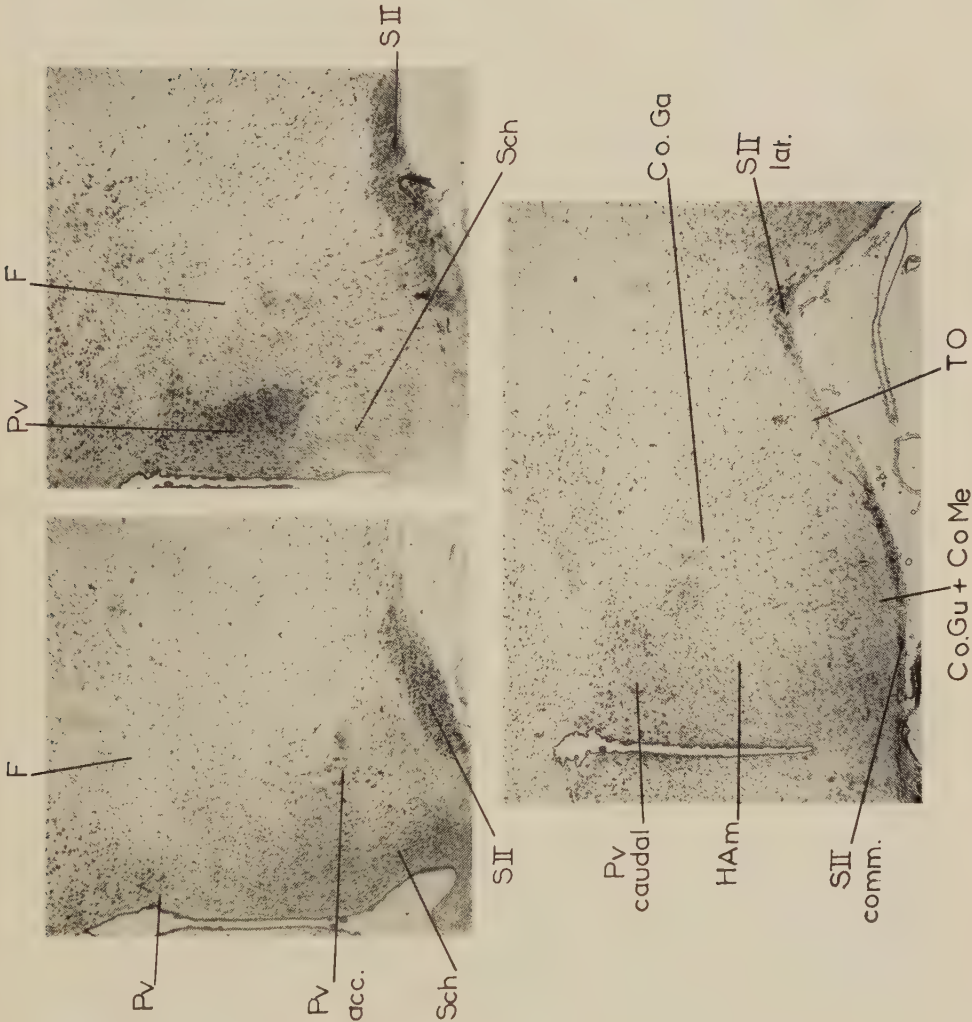


Fig. 55

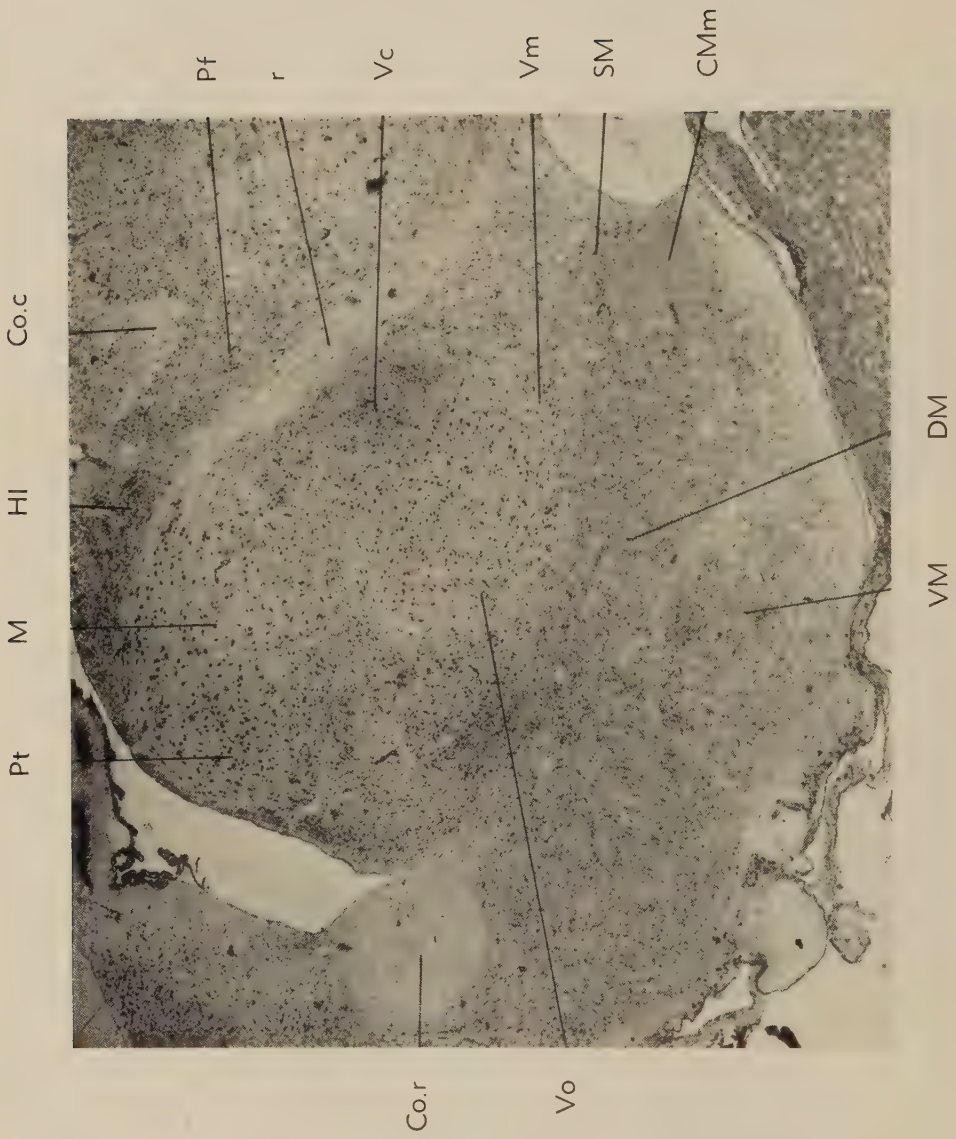


Fig. 56

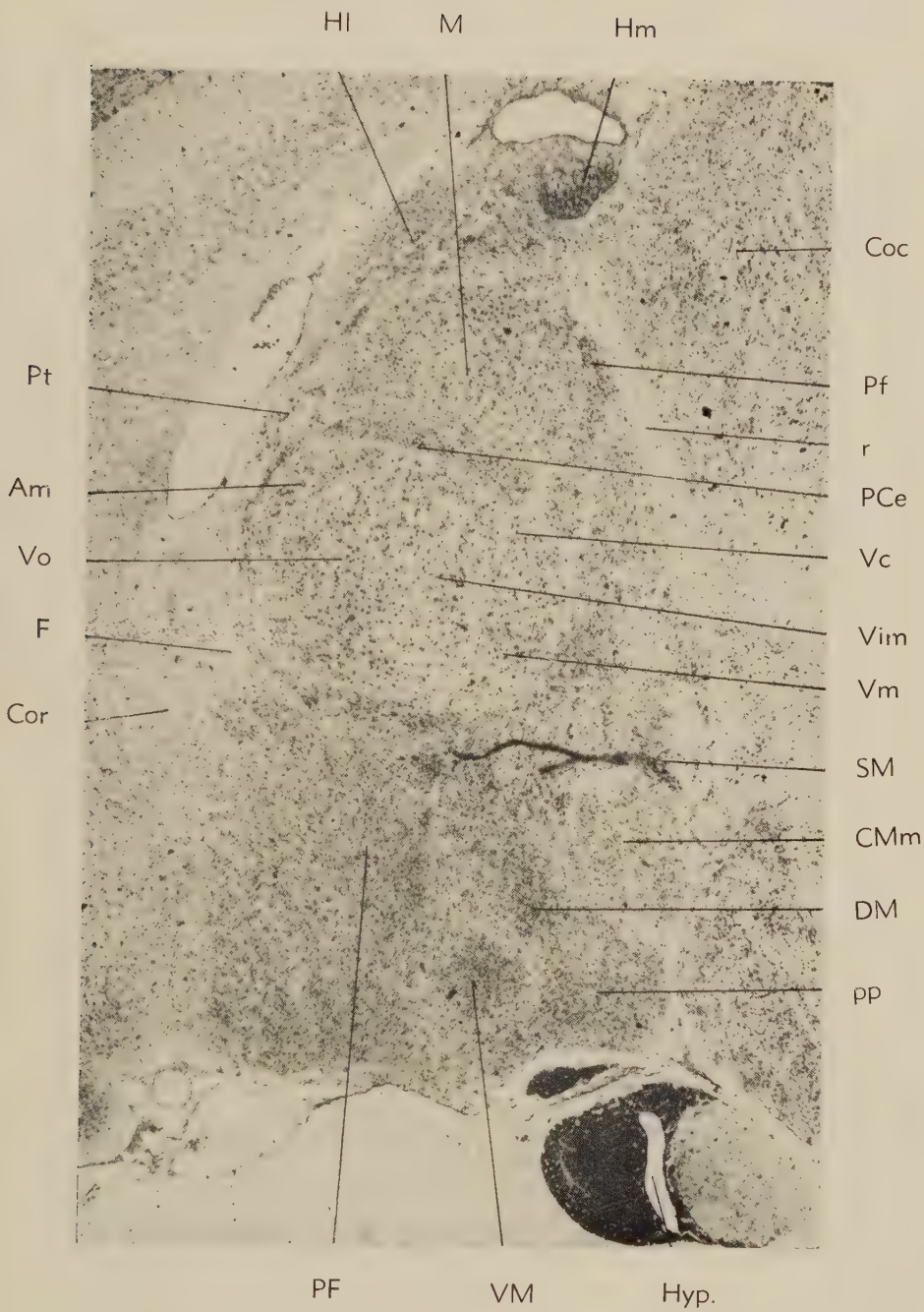


Fig 57

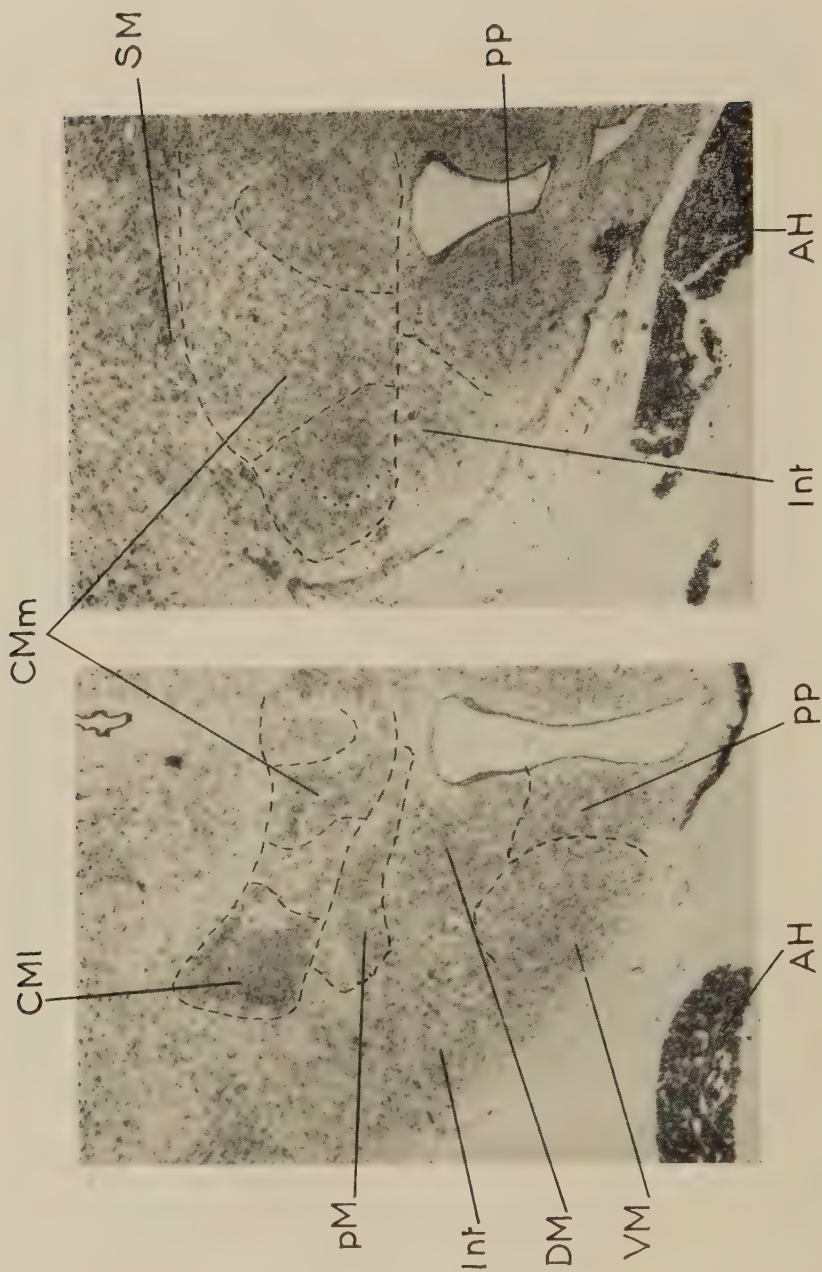


Fig. 58

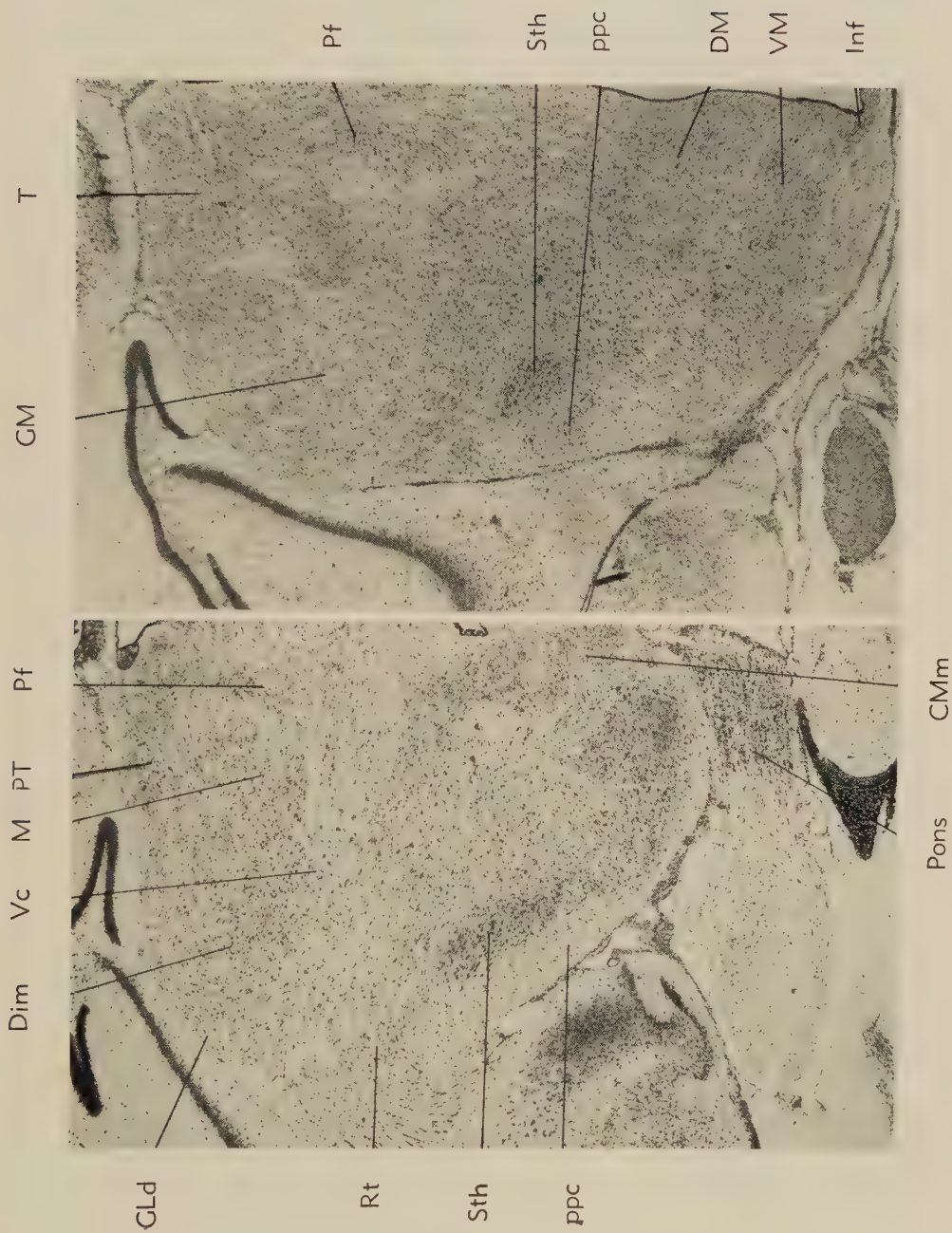


Fig. 59

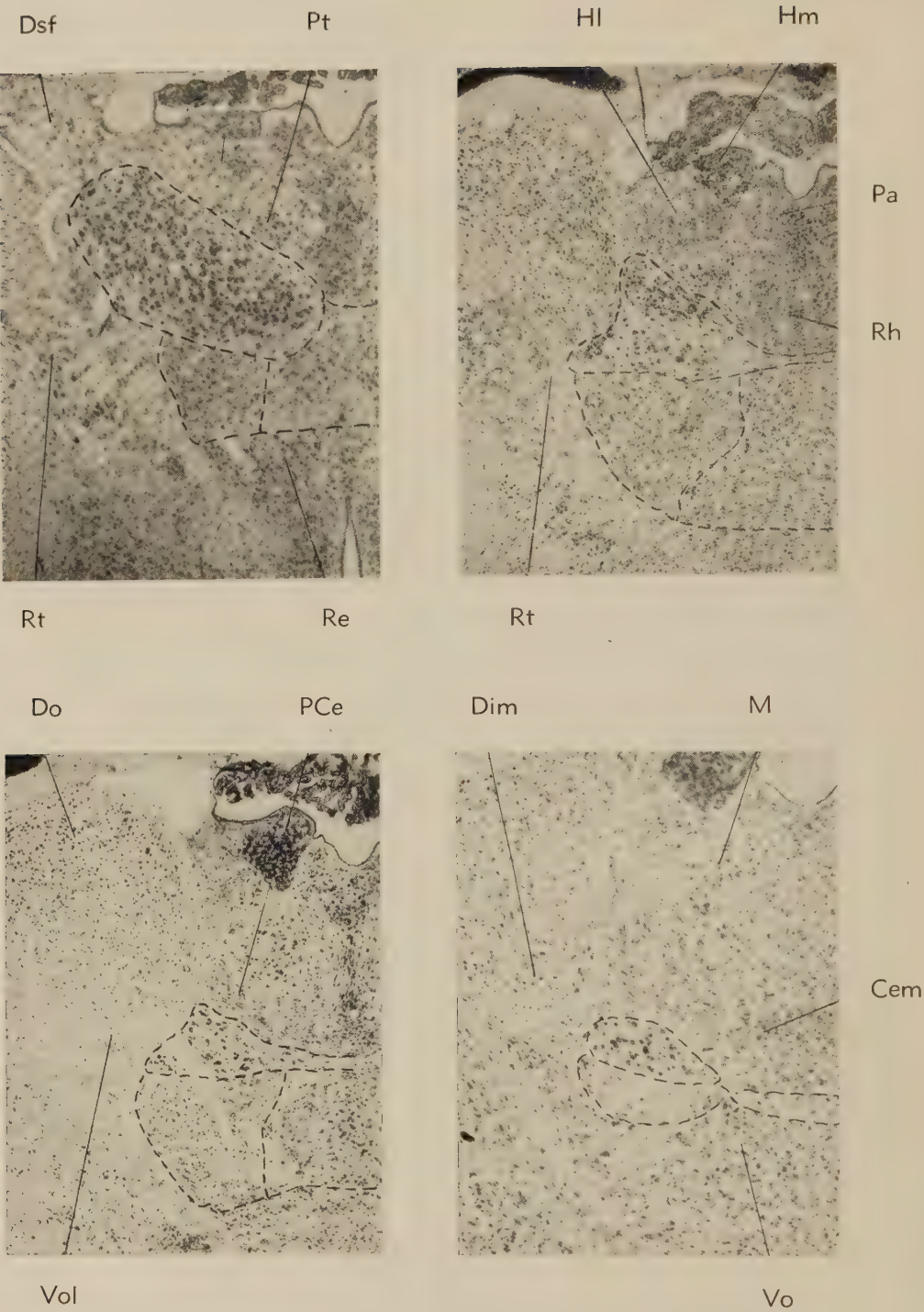


Fig. 60

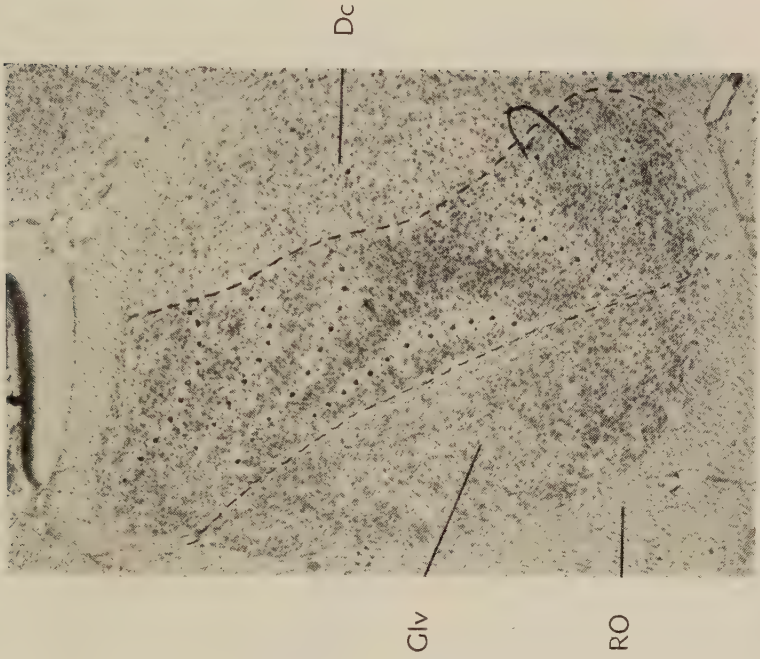


Fig. 62

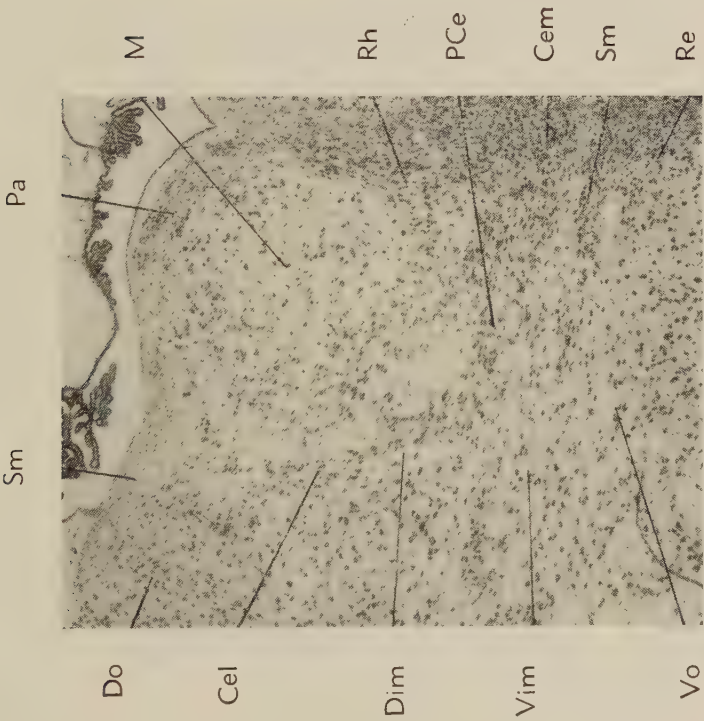


Fig. 61

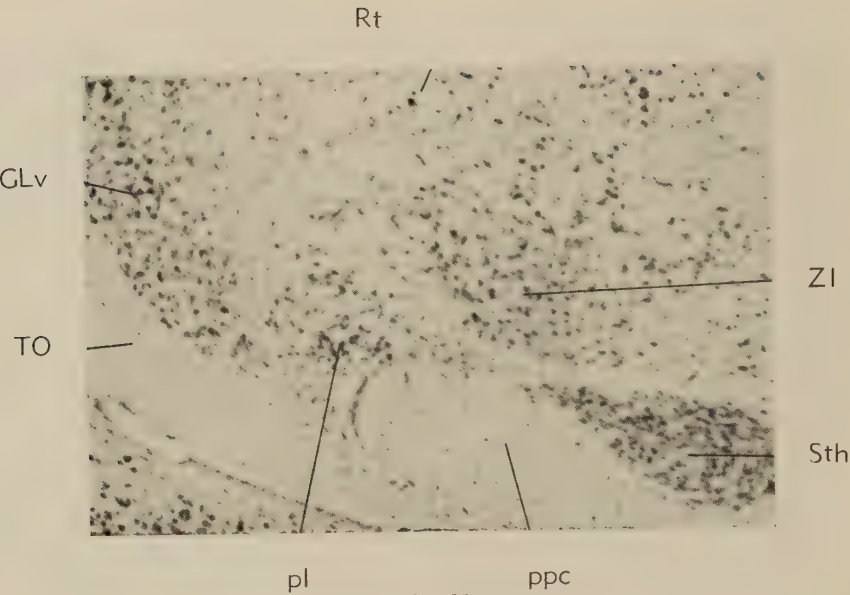
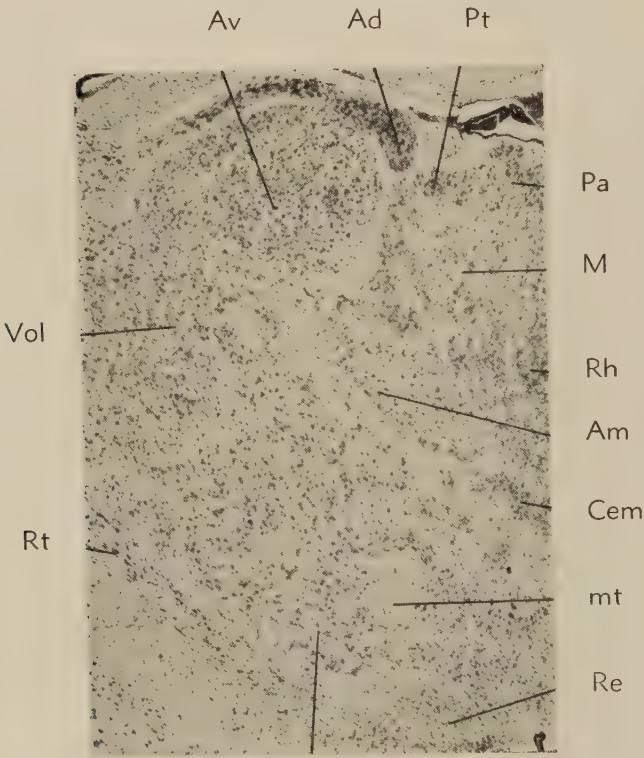


Fig. 63



Voim

Fig. 64

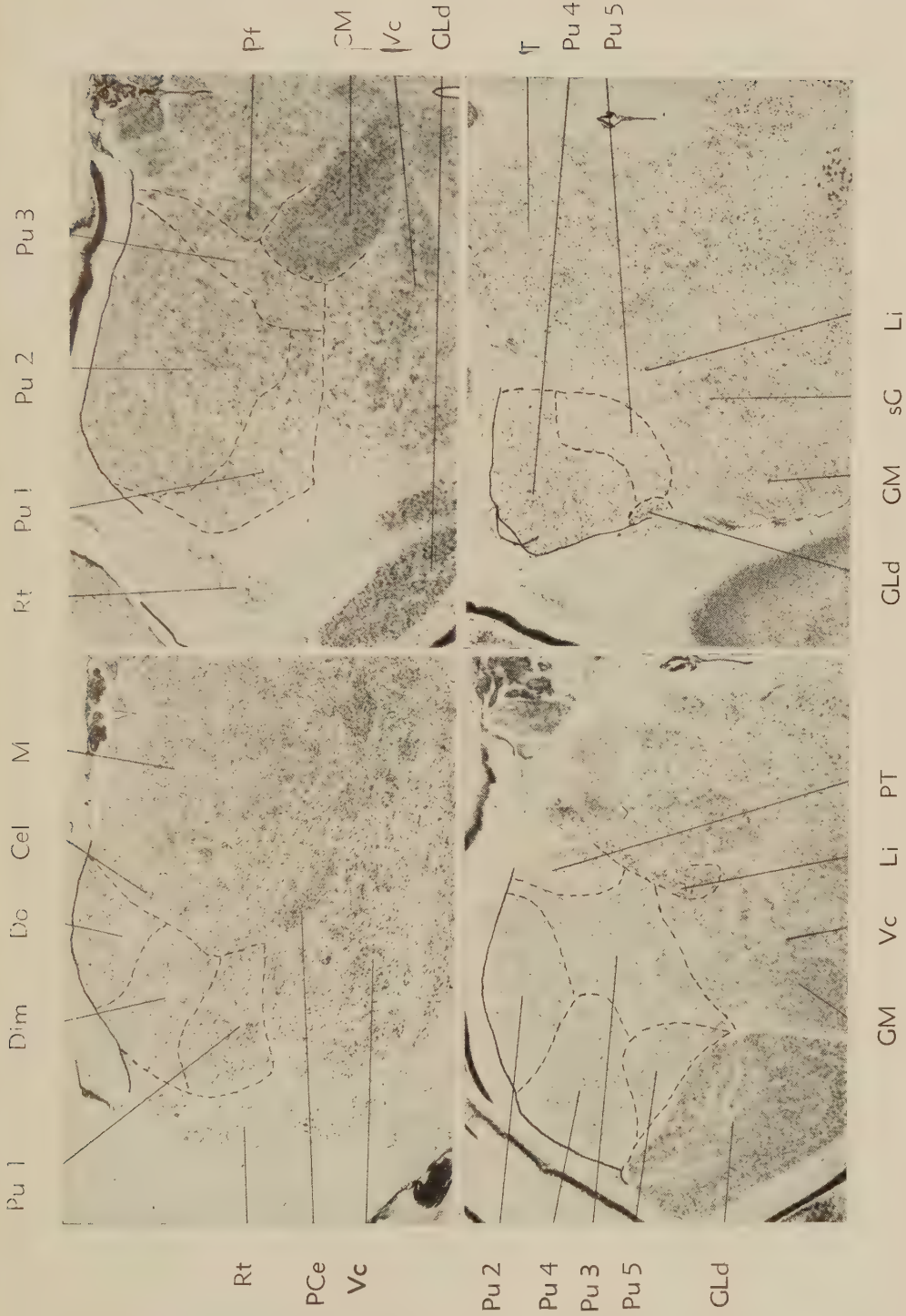


Fig. 65

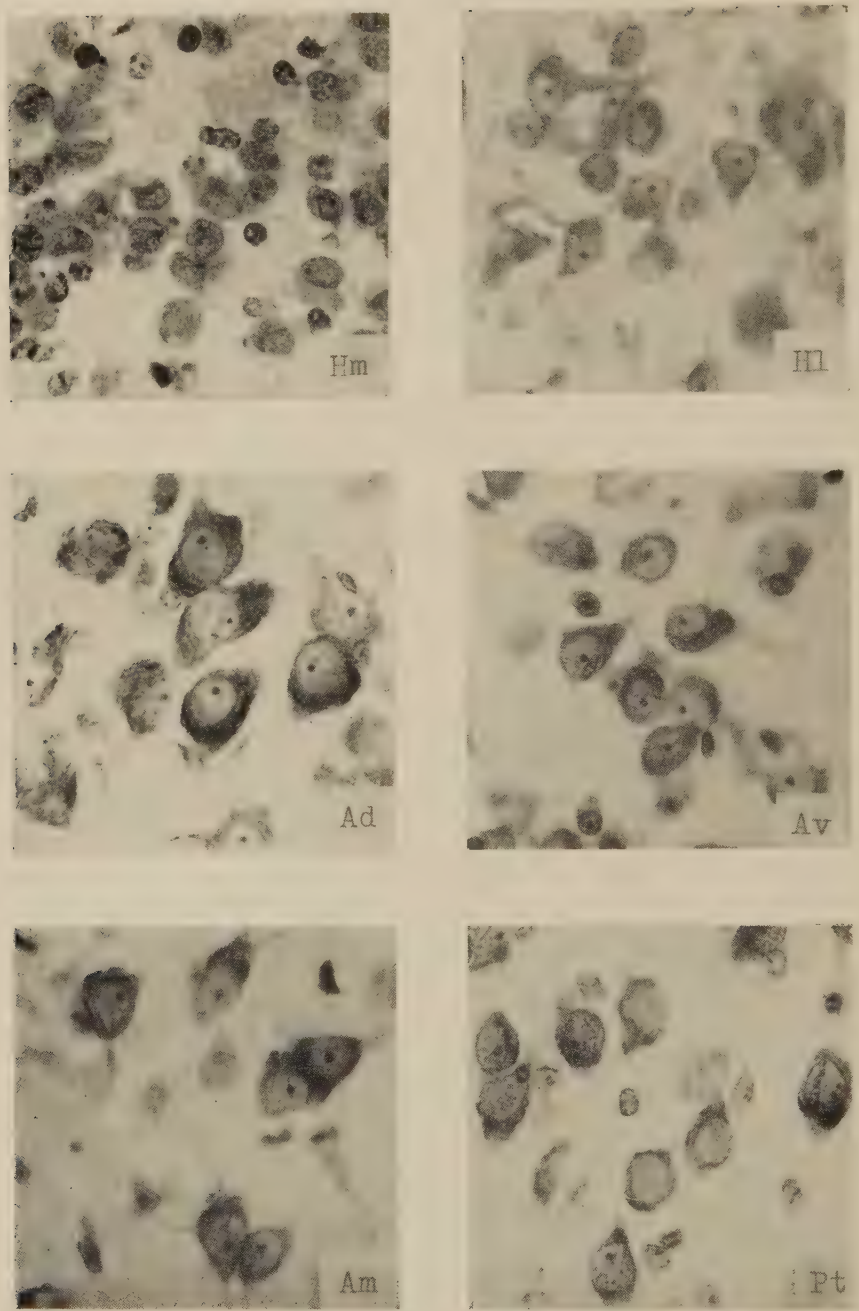


Fig. 66

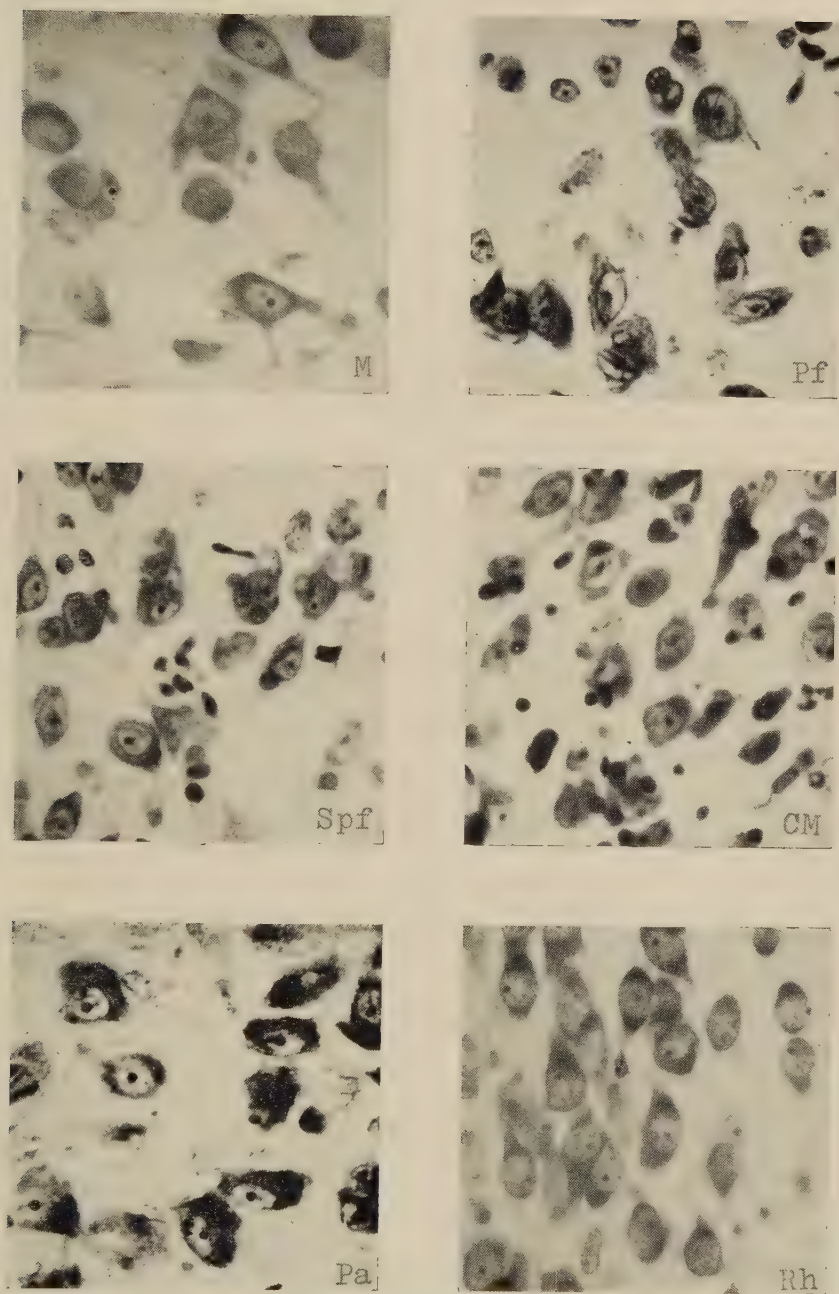


Fig. 67

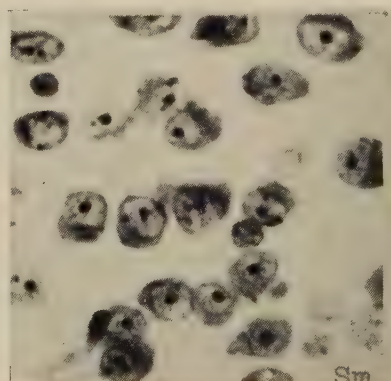
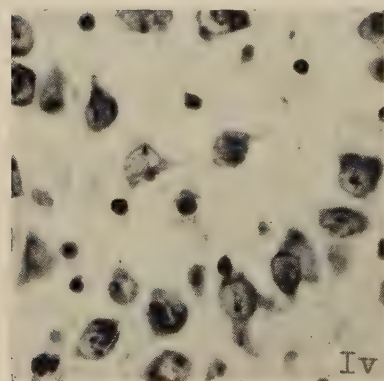
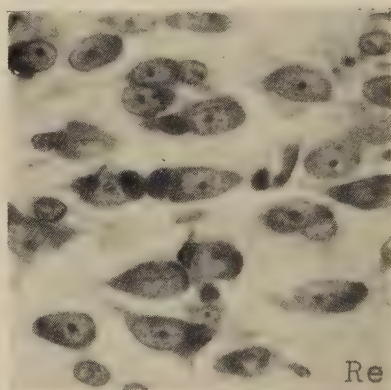
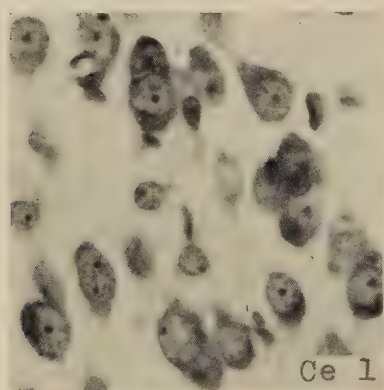
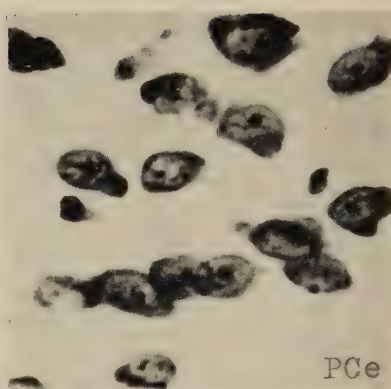
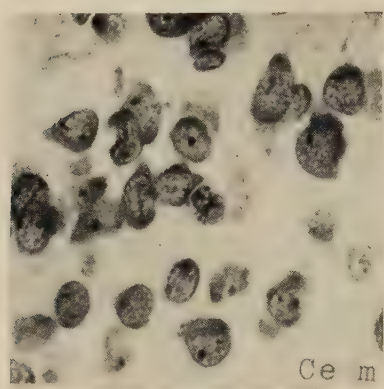


Fig. 68

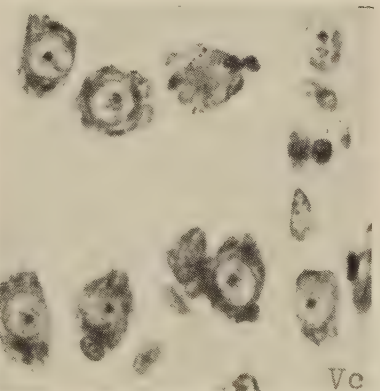
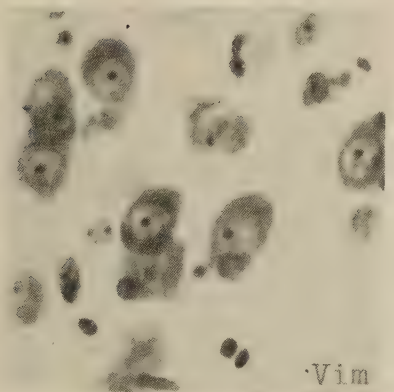
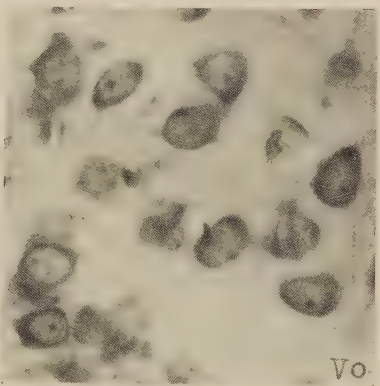
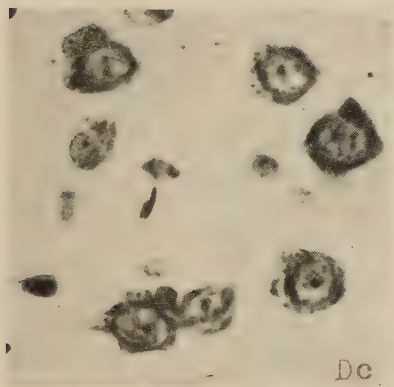
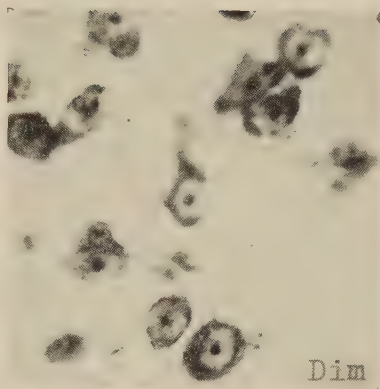
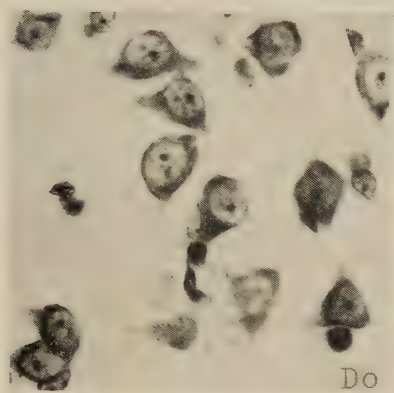


Fig. 69

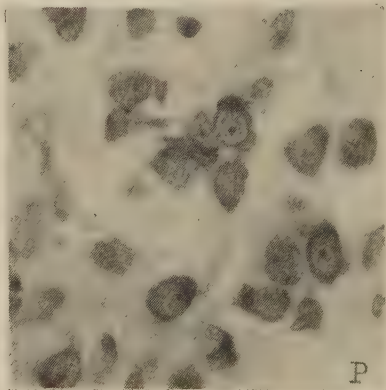
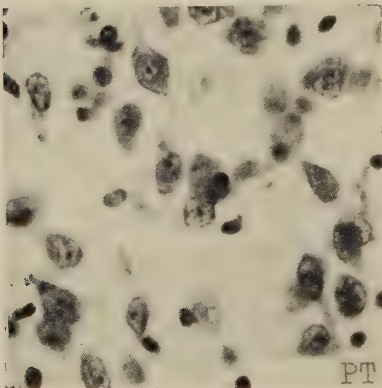
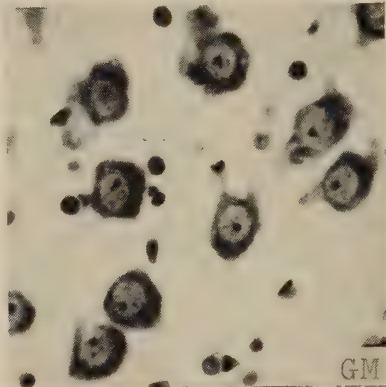
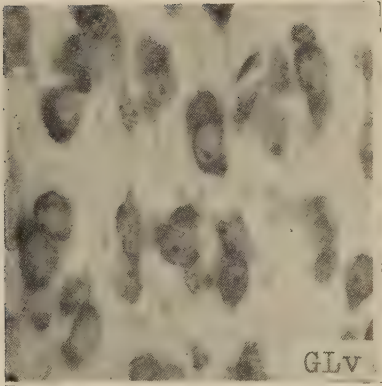
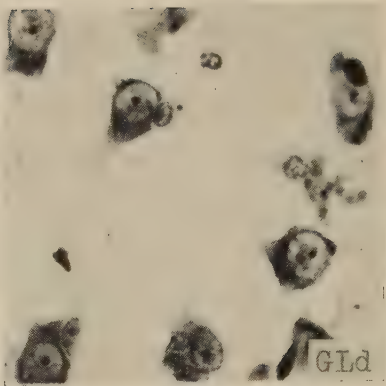
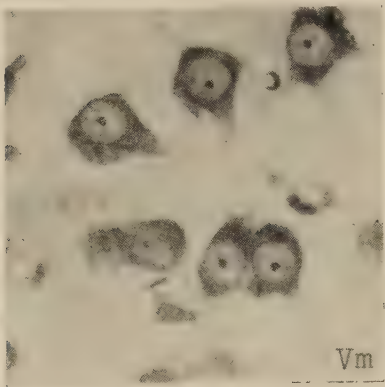


Fig. 70

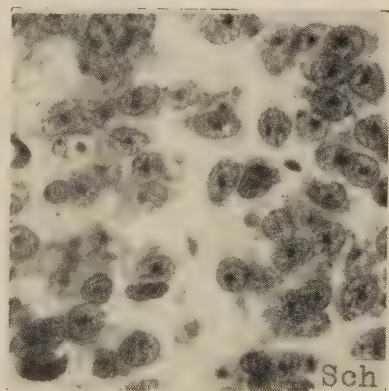
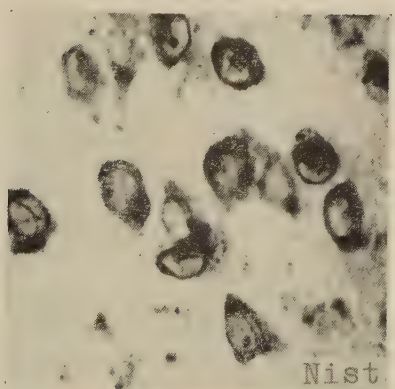
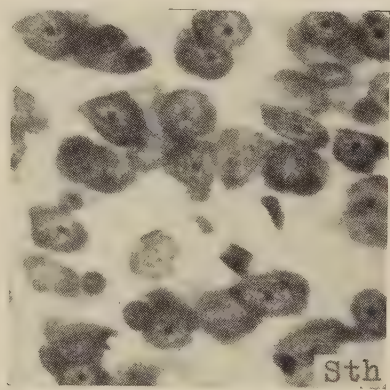
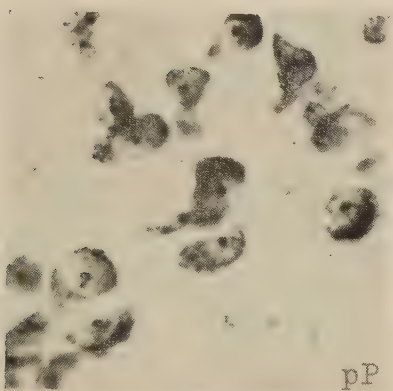
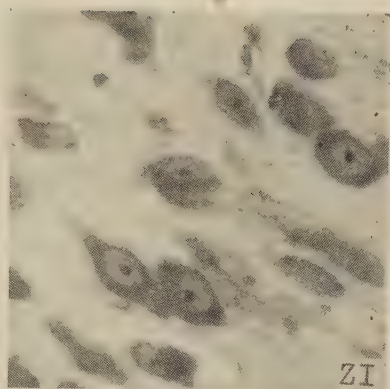
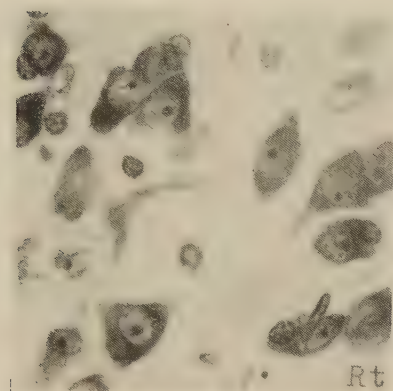


Fig. 71

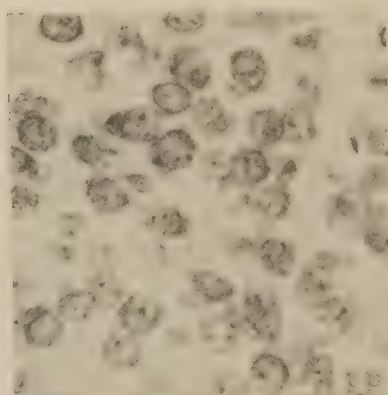
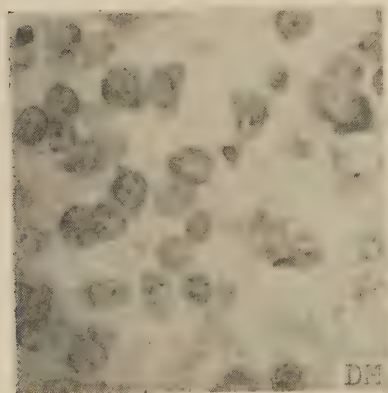
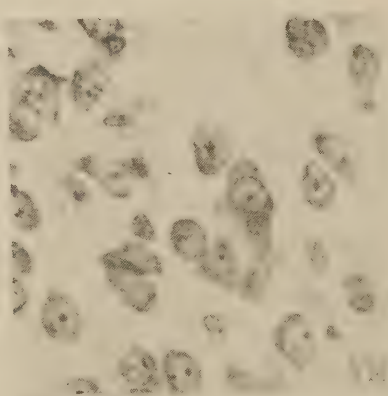
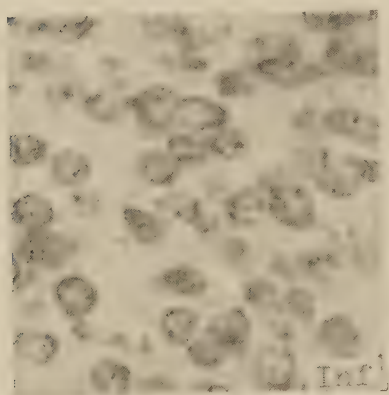
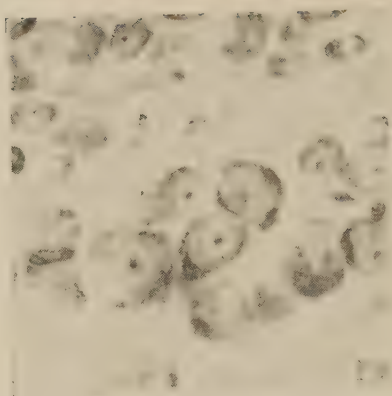
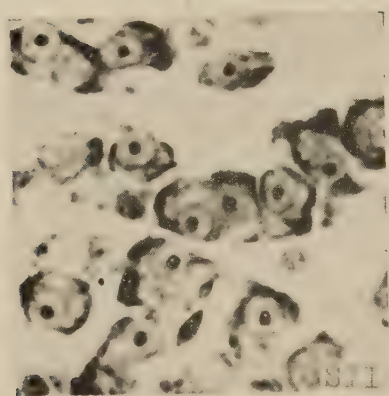


Fig. 72

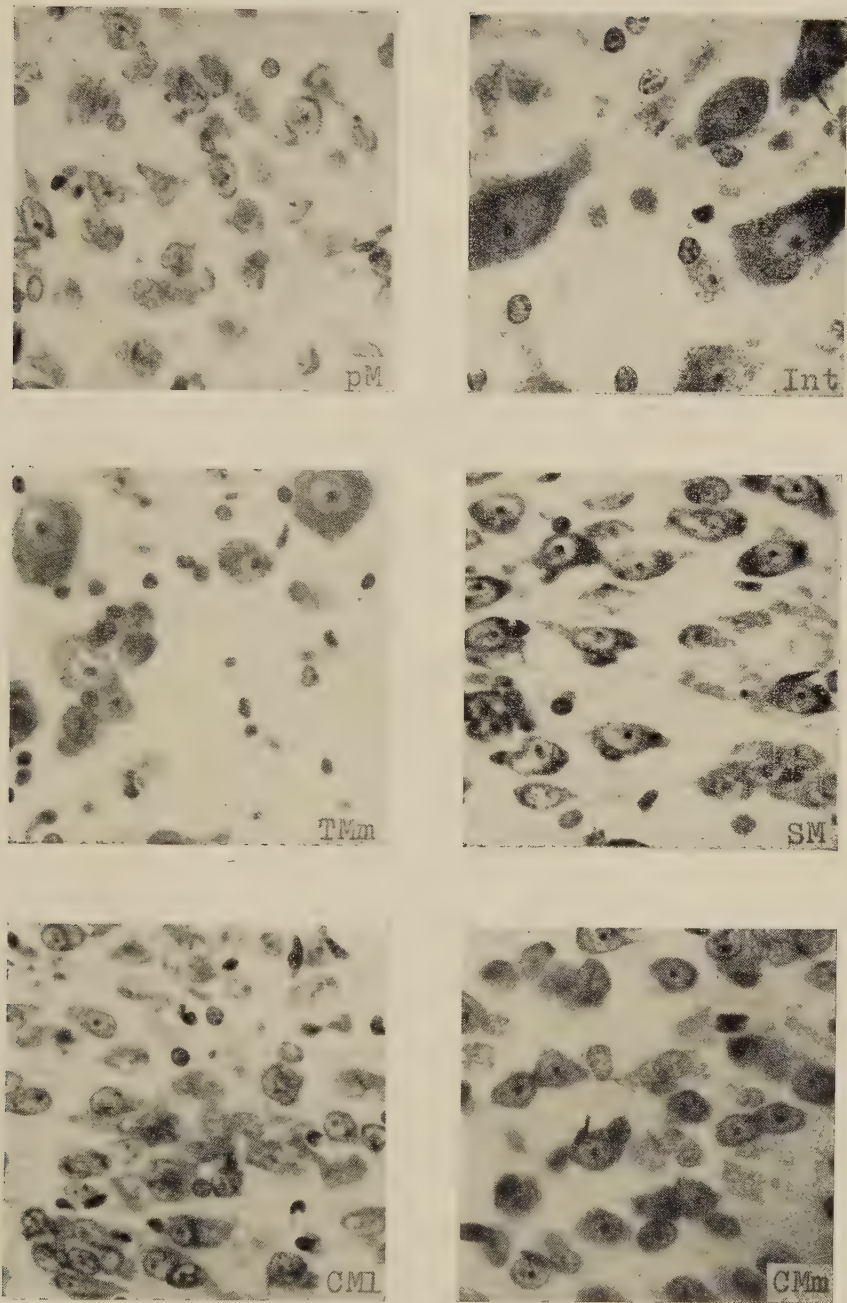


Fig. 73

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

“ LA PLACENTATION CHEZ LES REPTILES ”

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 25 Mai 1962.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

Marc ZAMANSKY

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

Jean ROCHE

